

Série A N° 1000

N° d'Ordre

1834

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean DUFRENOY

INGÉNIEUR AGRONOME

(de l'Institut des Recherches Agronomiques)

1^{re} THÈSE. — LES TUMEURS DES RÉSINEUX.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 Mars 1925 devant la Commission d'examen.

MM. RABAUD..... *Président.*

MICHEL-LÉVY..... }
GUILLIERMOND..... } *Examineurs.*

Série A N° 1000

N° d'Ordre

1834

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean DUFRENOY

INGÉNIEUR AGRONOME

(de l'Institut des Recherches Agronomiques)

1^{re} THÈSE. — LES TUMEURS DES RÉSINEUX.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **2 Mars 1923** devant la Commission d'examen.

MM. RABAUD..... *Président.*

MICHEL-LÉVY..... }
GUILLIERMOND.... } *Examineurs.*

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen M. MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPEL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
C. VÉLAIN.
V. BOUSSINESQ.
A. HALLER.
A. JOANNIS.



Professeurs ÉMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
H. ANDOYER Astronomie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécan. céleste.
E. HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER Chimie générale.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Emile BORE Calcul des probabilités et physique math.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
H. ABRAHAM Physique.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie.
L. GENTIL Géographie physique.
E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.
Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
P.-A. DANGEARD Botanique.
C. MAURAIN Physique du globe.
P. MONTEL Mathématiques générales.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
E. BLAISE Chimie organique.
M. TIFFENEAU Chimie (Enseignement P. C. N.).
N. Mécanique rationnelle.

30-25.

E. HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.
E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).
V. AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
G. JULIA Mathématiques générales.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

LES ZOOCÉCIDIES : Structure générale et mécanisme de leur formation.

Influences chimiques et biologiques sur la consolidation de certains sédiments meubles.

Vu et approuvé :

Paris, le 8 décembre 1924.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 8 décembre 1924.

Le Vice-Recteur de l'Académie
de Paris,

P. APPELL.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

LES TUMEURS DES RÉSINEUX

PAR

M. JEAN DUFRENOY

INGÉNIEUR AGRONOME

PRÉFACE

L'étude des tumeurs des résineux nous a été suggérée par M. L. Mangin, qui a encouragé nos travaux avec un bienveillant intérêt.

L'Association française pour l'avancement des sciences a bien voulu, sur proposition de M. Fron, honorer de subventions le début de nos recherches. La collaboration si précieuse des officiers de l'Administration forestière et celle très dévouée des préposés nous a permis de nous procurer les matériaux d'étude : nous sommes particulièrement reconnaissant à M. le directeur général Carrier et à M. l'inspecteur général Gêneau de l'intérêt qu'ils ont porté à la publication du résultat de nos recherches.

Nous avons été heureux de profiter des conseils de M. Moliard, de l'accueil si cordial que le professeur Petri nous a réservé à l'Institut forestier de Florence, et des indications que nous avons reçues de M. Guilliermond, à qui nous exprimons notre vive gratitude d'avoir examiné ce mémoire présenté devant la Faculté des sciences de Paris comme thèse de doctorat ès sciences naturelles.

Ce travail a été achevé à la Station de pathologie végétale de Paris, dirigée par M. Foex que nous prions de trouver ici l'expression de tous nos remerciements, et à la Station de pathologie végétale de Brive, appartenant à l'Institut des recherches agronomiques.

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE. — GÉNÉRALITÉS

HISTORIQUE

Les tumeurs qui semblent avoir, les premières, attiré l'attention furent celles de rameaux du pin d'Alep, signalées vers 1885 dans le Midi de la France.

L'origine bactérienne de ces tumeurs a été établie dès 1888 par Vuillemin et par Prillieux, dans une série d'études qui constitue l'une des premières acquisitions de la pathologie végétale dans le domaine des maladies bactériennes, et apporte sans doute le premier exemple de tumeur végétale liée à une infection bactérienne.

Beaucoup plus tard (1910), von Tubeuf, à l'aide des ressources de la technique histologique, reconnaissait dans les tumeurs de pin Cembro des phénomènes identiques à ceux que Prillieux et Vuillemin avaient décrits dans les tumeurs de pin d'Alep ; la technique microbiologique lui permettait d'isoler de ces tumeurs des colonies bactériennes qu'il cultivait sur milieux artificiels.

En 1913, Maire et Guinier remarquaient dans le peuplement de pin Cembro qui végète au-dessus du vallon du Boréon (Saint-Martin-Vésubie, près Nice) quelques tumeurs : lesensemencements effectués sur bouillon de viande gélosé ou bouillon de pin, au moyen des échantillons recueillis, ne donnèrent aucun résultat, tous lesensemencements restant stériles.

Enfin, au cours de ces trois dernières années, Petri, avec des échantillons de Quercianella, et nous-même, avec des échantillons de la Turbie et du Ventoux, nous avons pu isoler une bactérie des tumeurs du pin d'Alep, et la cultiver sur

milieux artificiels. Malgré l'insuccès des inoculations effectuées dans le but de reproduire expérimentalement les tumeurs sur pin d'Alep, il paraît légitime de considérer cette bactérie comme l'agent spécifique de la tuméfaction.

Si les tumeurs bactériennes du pin d'Alep, malgré leur abondance et leur importance économique dans les peuplements affectés, n'ont retenu l'attention d'aucun biologiste entre 1890 et 1920, les autres formes de tuméfaction qui peuvent se manifester de façon beaucoup plus sporadique et moins évidente sur les autres résineux ont passé à peu près inaperçues ou n'ont été signalées que comme curiosités tératologiques ou pour leur valeur économique spéciale. Par exemple, les broussins de *Callitris quadridalvis* fournissent un bois de grande valeur pour l'ébénisterie de luxe, et les loupes de cèdre d'Asie mineure sont recherchées et exploitées pour cette même industrie. Les loupes volumineuses et creuses que forment les racines superficielles de *Taxodium distichum* sont utilisées comme ruches par les Américains.

Les balais de sorcière, pour leur aspect particulier et leur ressemblance aux formations analogues que cause sur les *Abies* le parasitisme du *Melampsorella caryophyllacea*, avaient mérité l'attention de von Tubeuf, de Jaccard et d'Erwin Smith.

Les autres déformations affectant le pin maritime dans les forêts landaises avaient fait, à la Société linnéenne de Bordeaux, l'objet de discussions tendant à fixer leurs origines diverses, et en particulier à distinguer, des déformations dues à l'action du vent marin agissant sur les arbres du littoral, les déformations de cause inconnue affectant les arbres abrités de l'intérieur, et Lalesque, faisant état de nos premiers résultats, consacrait à cette question un paragraphe de son récent ouvrage.

Au Congrès de pathologie comparée, O. Larcher avait signalé l'intérêt que présenterait une monographie d'ensemble de ces tumeurs, loupes, broussins, balais de sorcière...

C'est une telle monographie, restreinte aux résineux, que

nous nous sommes efforcé de présenter ici, dans le but de rechercher si des caractères communs n'unissaient pas les différentes manifestations de la tuméfaction chez ces végétaux, qu'elles soient dues à l'action de bactéries pullulant au point de s'agglomérer en colonies intercellulaires massives, ou de bactéries demeurant toujours rares et par conséquent difficiles à déceler, et si ces réactions à l'infection bactérienne ne se montraient pas comparables à celles qui résultent de l'infection par des organismes également susceptibles de vie prolongée au sein de leur hôte, champignons ou larves d'insectes.

PRILLIEUX, Les tumeurs à bacilles des branches de l'olivier et du pin d'Alep (*Rev. gén. bot.*, t. I, p. 239, 1889).

VUILLEMIN, *Comptes rendus*, 26 novembre 1888.

VUILLEMIN, Genèse des tumeurs bactériennes des végétaux (*Bull. Soc. des sc. de Nancy*, I, avril 1889).

VUILLEMIN, Les tumeurs des plantes comparées aux tumeurs animales (*Biologica*, 15 avril 1913).

VON TUBEUF, Knospenhexenbesen und Zweigtuberkulose der Zirbelkiefer (*Naturw. Zeits. f. Forst. und Land*, janv. 1911).

J. DUFRENOY, *Comptes rendus* t. 166, p. 355, 1918 ; t. 171, p. 874, 1920 ; *Rev. Zool. Agr. et Appl. Bordeaux*, 1922, et *Rev. de path. vég. et d'entom. agric.*, t. X, 1923.

L. PETRI, I tumori batterici del pino d'Aleppo (*Ann. R. Istituto sup Forestale Firenze*, vol. IX, 1924).

Toute tumeur débute au niveau des lésions et représente fondamentalement une réaction cicatricielle excessive et constamment modifiée.

E.-F. SMITH.

GÉNÉRALITÉS

L'étude de la maladie, considérée pour elle-même, et indépendamment de la plante ou du parasite, exige une distinction fondamentale entre l'affection parasitaire qui tend à se localiser par la mortification rapide de ses tissus marginaux et l'affection parasitaire qui, s'adjoignant progressivement de nouvelles parties de l'hôte, crée — par le complexe des tissus réactionnels de l'hôte et des tissus du parasite — un organe doué d'une vie propre, formant des cellules jeunes pour remplacer les cellules plus vieilles, nécrosées ou lysées à la suite d'une précoce sénilité.

La tumeur bactérienne semble réaliser le type le plus durable de ces organes; tandis que la zoocécidie, qui abrite un insecte, voit son évolution déterminée par le cycle nymphal du gallicole, que la mycocécidie elle-même n'accumule des réserves que pour assurer la fructification du champignon hypertrophiant, la tumeur bactérienne héberge un parasite discret, dont l'évolution, ne connaissant pas de crise, n'en impose pas à son hôte.

Le maximum de régularité dans le développement sera enfin réalisé par la tumeur bactérienne chez les résineux, surtout dans les forêts telles que la pinada landaise et les pineraies méditerranéennes où la végétation, pendant l'hiver, ne connaît pas de suspension aussi manifeste que celle de la végétation des feuillus.

CHAPITRE PREMIER

CLASSIFICATION DES TUMEURS DES RÉSINEUX

Une tumeur ne peut se développer qu'aux dépens de massifs cellulaires jeunes, indifférenciés, dont la multiplication cellulaire normale n'est pas encore terminée, c'est-à-dire aux dépens de méristèmes ou d'assises génératrices, de tissus qui en sont récemment dérivés ou de tissus qui en ont conservé les caractères.

Or, dans une assise génératrice normale, toutes les cellules n'ont pas la même valeur. Beaucoup ne doivent engendrer que du bois et du liber.

Mais certains îlots cambiaux groupent les cellules initiales de parenchyme médullaire ou des cellules initiales des bourgeons, cellules capables d'engendrer les tissus très différenciés des rameaux feuillés ou fertiles.

L'effet de l'agent de la tumeur sur des régions cambiales intéressées pourra donc être, ou d'inhiber la différenciation de ces plages de cellules initiales ou, au contraire, d'exagérer leur développement et de transformer en îlot de cellules initiales un certain nombre de cellules cambiales qui, normalement, n'auraient formé que quelques assises de bois et de liber.

En règle générale, au niveau des tumeurs, diverses cellules cambiales ou des cellules qui en procèdent directement évoluent indépendamment comme autant de cellules initiales dissociées, formant chacune un massif libéro-ligneux auquel peut être attribuée la valeur d'un bourgeon rudimentaire.

En certains cas, la tumeur, surtout si elle affecte un entrenœud, multiplie les massifs d'initiales capables d'évoluer en rameaux et se recouvre d'un bouquet de pousses adventives. L'exagération du phénomène produit les « balais de sorcière ».

La tumeur résultant toujours d'une exagération locale du

développement de l'assise cambiale, toute classification des tumeurs doit être basée sur l'étude de l'activité cambiale ; deux cas fondamentaux sembleraient devoir être distingués,



Fig. 1. — Tumeur à *Peridermium* sp. sur *Pinus Khasya* (envoi de l'École forestière de Dehra Dun, Indes anglaises).

selon que la tumeur est ou non chancreuse primitivement : cette distinction serait sans valeur, car la destruction locale du cambium — caractérisant le chancre — paraît liée bien moins à la qualité de l'infection qu'à son intensité ou à sa localisation.

Une classification des tumeurs basée sur leur morphologie sera donc sans grande valeur.

Cette classification doit être complétée par une autre, basée sur cette distinction fondamentale qu'il existe : 1^o des tumeurs simples, dues au fonctionnement d'une assise génératrice homogène dont toutes les cellules ont sensiblement la même



Fig. 2. — Tumeurs d'*Abies nobilis*.

valeur d'histogenèse et dont aucune cellule n'est une initiale de bourgeons ; 2^o des tumeurs compliquées de blastomanie et éventuellement de cladomanie, procédant de la prolifération d'îlots de cambium comprenant des initiales de bourgeons.

Les tumeurs du premier groupe pourraient s'appeler des tumeurs d'entre-nœuds ; celles du second, tumeurs de nœuds ou de verticilles. Elles sont représentées par les tumeurs de *Sequoia sempervirens* et elles trouvent leur expression la plus parfaite dans les balais de sorcière.

En résumé, une étude d'ensemble des tumeurs devrait distinguer :

1. Tumeurs chancreuses courbeuses :

Pinus (*P. maritima*, *P. montana*, *P. sylvestris*).

Picea (*P. excelsa*).



Fig. 3. — A, tumeurs de *Pinus Halepensis* ; P, tumeurs de *Picea excelsa* ;
P. F., tige fasciée au-dessus d'une tumeur de *Picea excelsa*.

2. Tumeur mamelonnée, en loupe, résultant d'une saillie locale :

Pinus sylvestris, *P. maritima*.

3. Tumeur généralisée augmentant sur toute la section

transversale le diamètre de la tige (tumeur en fuseau).

[Cette forme de tumeur, telle qu'elle résulte de l'infection des pins par divers *Peridermium* (fig. 1), paraît mal représentée parmi les tumeurs bactériennes (fig. 2).]

4. Tumeurs pédicellées, pseudo-polystéliques.

Pinus Halepensis, *P. Cembra*.

Pinus maritima.

Picea excelsa.

5. Tumeurs polystéliques compliquées de blastomanie :
Sequoia sempervirens.

6. Tumeurs compliquées de cladomanie : balais de sorcière :

Pinus (*P. maritima*, *P. sylvestris*, *P. montana*, *P. Halepensis*).

Picea (*P. excelsa*).

CHAPITRE II

TUMEURS COURBEUSES

Ces tumeurs représentent la forme la plus grave des tumeurs, celle de tumeur chancreuse.

Une excitation particulièrement intense détruit une zone initiale, et les cellules cambiales voisines réagissent par hypertrophie et hyperplasie, comme dans toutes les formes de chancre. Mais, tandis que, dans le chancre traumatique, la réaction prend fin lorsque la cicatrisation est parfaite, dans la tumeur chancreuse la présence des bactéries prolonge indéfiniment l'irritation et, par conséquent, les processus réactionnels.

Ce n'est donc que par leur durée, et par l'importance des réactions rendues possibles par leur pérennité, que les tumeurs courbeuses se distinguent histologiquement des courbures dues à l'action du vent ou au parasitisme de rouilles, ou d'insectes.

En effet, la courbure des tiges au niveau des réactions n'est nullement un fait spécial aux tumeurs.

Un rameau d'épicéa peut s'incurver dès la première année, du côté d'une cécidie de *Chermes abietis*, qu'il enserre progressivement; l'assise génératrice détruite du côté de la cécidie exagère son activité sur la face opposée et y produit d'épaisses assises de bois secondaire qui provoquent la courbure du rameau vers la galle. Cette influence, persistant pendant les quelques années nécessaires à la cicatrisation de la face ventrale, peut modifier complètement l'orientation du rameau.

La tumeur, en général, peut d'ailleurs toujours être considérée comme l'expression d'une inégalité de croissance des différentes zones cambiales et, comme telle, elle rentre dans le cadre de toutes les réactions résultant de troubles de la

croissance cambiale. Par conséquent, le caractère général de la tumeur est de résulter d'une dissymétrie de la croissance radiale de l'assise cambiale et de détruire la symétrie axiale, caractéristique de l'anatomie caulinaire ou radiale.

§ 1. — Tumeurs courbeuses de « *Pinus montana* ».

Un lambeau d'écorce, de cambium et de bois, a été détaché en septembre d'un tronc de *P. montana*, de façon à comprendre le sommet de la face latérale d'une tumeur et une portion

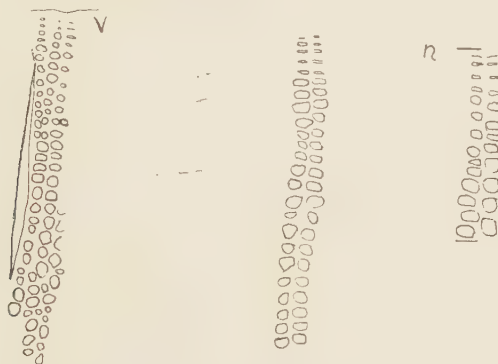


Fig. 4. — Dissymétrie dorso-ventrale au niveau d'une tumeur courbeuse de *P. montana*; coupes transversales de tiges montrant l'épaisseur d'un anneau d'accroissement ligneux : *v*, à la face ventrale ; *d*, à la face dorsale d'une tumeur ; *n*, au niveau de la tige saine.

de la région en apparence saine, séparant cette tumeur d'une tumeur supérieure (fig. 4).

Le matériel a été fixé au Bouin.

Les figures représentant les coupes mettent en évidence la grande différence d'épaisseur du bois sain et du bois de la tumeur.

§ 2. — Tumeurs courbeuses des « *Picea excelsa* ».

La dissymétrie dorso-ventrale des tumeurs de *Picea excelsa* est illustrée par les coupes transversales de la figure 5.

La figure 5, S (au milieu), représente la coupe transversale de la région cambiale de bois sain voisin de la tumeur, en

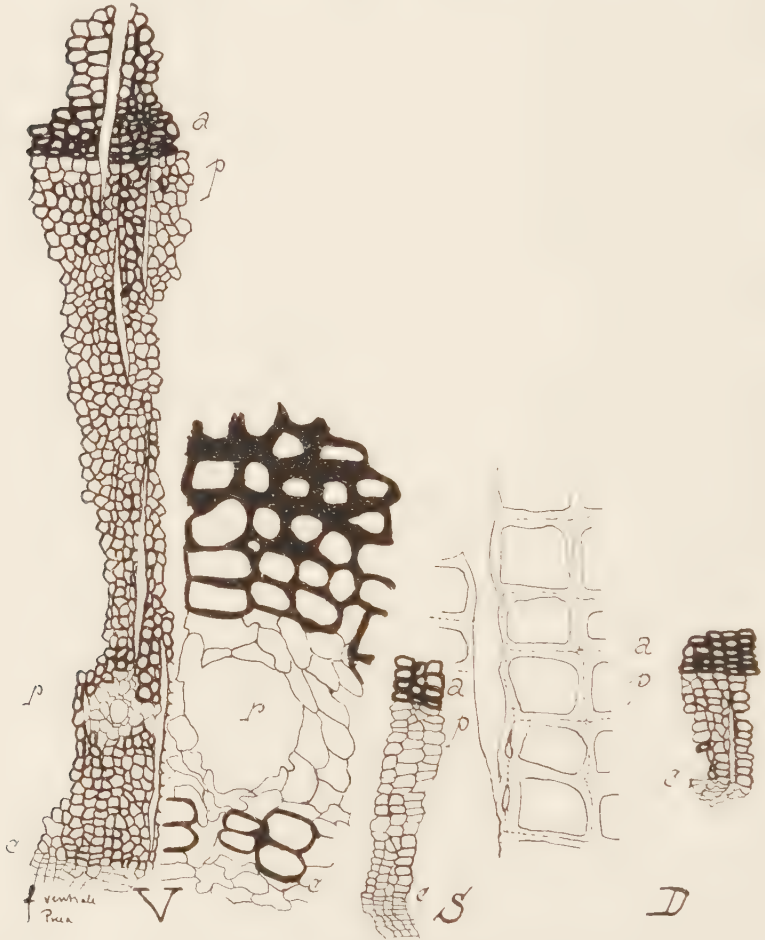


Fig. 5. — Dissymétrie dorso-ventrale des tumeurs courbeuses de *Picea excelsa*. a, bois d'automne ; p, bois de printemps ; c, cambium ; r, canal résinifère

août. A ce moment, par conséquent, le cambium sain avait formé une vingtaine d'assises de bois (p).

Au niveau de la tumeur, l'accroissement cambial était presque inhibé sur la face dorsale où s'étaient seulement formées une douzaine d'assises ligneuses formées chacune d'éléments à très petits diamètres.

L'accroissement cambial s'est, au contraire, beaucoup exagéré sur la face ventrale, qui compte une soixantaine d'assises ligneuses. Dans cette puissante formation ligneuse, sont noyés de nombreux îlots parenchymateux entourant pour la plupart des canaux résinifères verticaux, très nombreux à ce niveau et auxquels viennent s'ajouter de nombreux canaux transversaux formés par décollement d'assises ligneuses le long de lamelles moyennes radiales.

§ 3. — Tumeurs pédicellées de « *Picea excelsa* ».

Des dilatations, parfois assez régulièrement sphériques, mais souvent aussi mamelonnées et d'ensemble fusiforme, déforment les branches de certains épicéas des forêts dominant Barèges (forêts du Lienz, d'Eygat...).

La proportion des arbres atteints dans l'ensemble du peuplement forestier est très faible et certainement inférieure à 1 p. 100, mais les arbres affectés sont rassemblés en une sorte de foyer. Les tumeurs sont rarement isolées, mais, au contraire, elles sont alignées en chapelet sur une même branche, la plupart des branches étant affectées sur un certain arbre, alors que son voisin est absolument indemne.

L'aspect général rappelle beaucoup celui des tumeurs de pin d'Alep, aussi bien comme morphologie que comme répartition.

Avec Harlé, nous observons que souvent les arbres porteurs de tumeurs sont dépérissants, mais on peut trouver beaucoup de tumeurs sur un arbre très vigoureux.

Les tumeurs, qui apparaissent extérieurement comme une dilatation régulière de la branche qui les porte, ne lui sont effectivement reliées que par un étroit pédicelle. Ce sont



Fig. 6. — Tumeurs en chapelet sur rameau de *Picea excelsa* (forêt du Lienz, Barèges).



Fig. 7. — Tumeurs de branches latérales d'épicéa. T₁, tumeur la plus volumineuse, la plus voisine du tronc ; Q, sa coupe longitudinale axiale, montrant le noyau ligneux pédicellé enveloppé du parenchyme cortical ; U, sa coupe marginale ; H, rhytidome invaginé ; L, liber, dont les cellules bourrées d'amidon sont, pour un certain nombre, infectées de bactéries, ainsi que les cellules du cambium, O. En bas de la figure, détail des cellules du liber, avec amyloplastes et bactéries, B. T₆ et T₇, tumeurs jeunes, vers l'extrémité du rameau, et leurs coupes transversales ; entre la tumeur 6 et la tumeur 1, cinq tumeurs s'échelonnaient sur le rameau. L'autre rameau est sec à partir de l'insertion de la tumeur 1.

des tumeurs en champignon, étroitement appliquées contre la tige.

Les coupes longitudinales médianes permettent de recon-

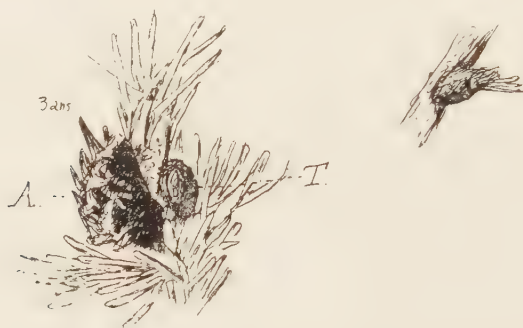


Fig. 8. — Tumeur jeune T, sur un rameau d'épicéa âgé de trois ans, au niveau d'une galle desséchée d'*Adelges*, A, et début de tuméfaction à l'insertion d'un bourgeon.

naître que ces tumeurs sont dues au fonctionnement d'une assise cambiale développée et repliée par plusieurs circonvolutions, sur lesquelles viennent se modeler les détails de l'écorce superficielle.

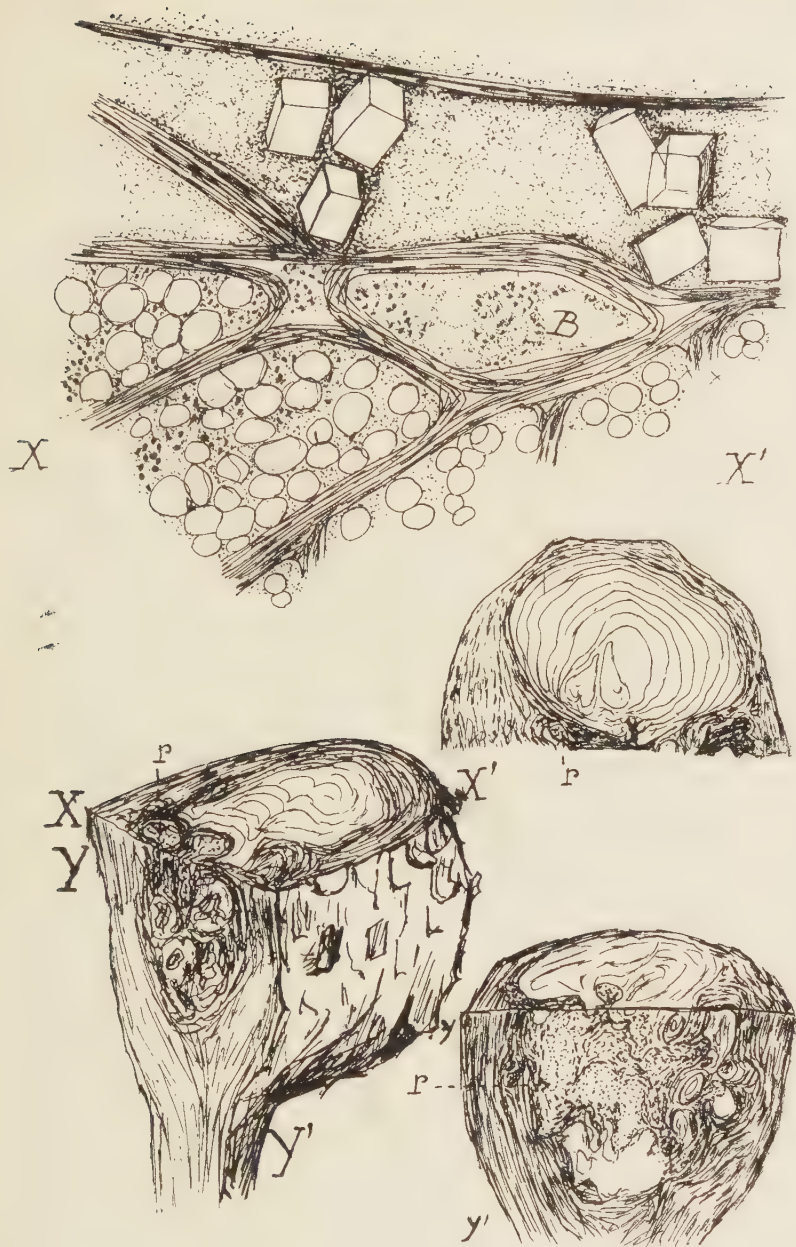


Fig. 9. — Tumeur pédicellée détachée d'un tronc d'épicéa (forêt du Lienz, Barèges).

En bas, aspect général d'une moitié de la tumeur; yy' , plan de contact avec le tronc; xx' , coupe de la tumeur selon un plan perpendiculaire à l'axe du tronc.

À droite, vue de la tumeur par le plan yy' et par le plan xx' , montrant que le noyau central ligneux n'est en relation avec le bois du tronc que par une surface très réduite, coupée par le plan yy' , et entourée par de larges plages de dégénérescence résineuse, r .

En haut, détail du tissu cortical profond, selon une coupe parallèle au plan xx' , et montrant des cellules à amyloplastes infectées par les bactéries B, et des cellules à oxalate de chaux.

CHAPITRE III

LES TUMEURS EXPÉRIMENTALES DE « *PICEA EXCELSA* »

Inoculations faites à partir de tumeurs. — Dans ces essais, des aiguilles avec lesquelles des fragments de cambium de tumeurs de *Picea* avaient été dilacérés ont été piquées dans des tiges d'un an ou dans des bourgeons.

Différentes piqûres effectuées avec des aiguilles non infec-

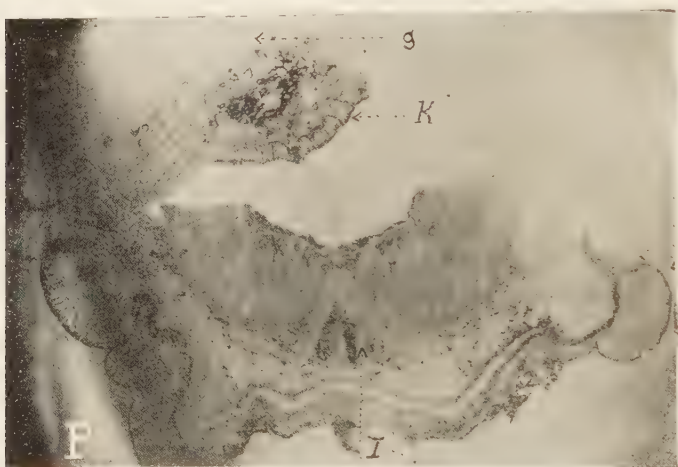


Fig. 10. — Photomicrographie de coupe transversale de la tumeur de *Picea excelsa* résultant de l'inoculation B, effectuée en I ; K, nécrose ligneuse ; g, cellules de la moelle affectées à distance.

tées, des essais de greffe de fragments de tumeur dans des tiges, et un certain nombre de piqûres effectuées avec des aiguilles préalablement infectées dans des tumeurs n'ont donné, au bout de plusieurs années, aucune autre réaction qu'une exsudation de résine et la formation d'un bourrelet cicatriciel à peine perceptible. Certaines piqûres, cependant, ont été le point de départ de réactions assez volumineuses dont l'évolution a été suivie pendant un, deux, trois ans.

1° Deux inoculations faites en août 1919, dans des tiges



Fig. 11. — Coupe transversale d'une tumeur (schéma) (inoculation B ;
obj. imm. 1/15 ; oc. 1).

Rh, rhytidome ; sp, assise subéro-phellodermique ; I, inoculation ; s, assise cicatricielle ; O, tissu riche en prismes d'oxalate (OX) ; ph, phelloderme ; c, cambium ; X₂, bois formé en 1920 ; X₁, bois de 1919 formé après l'inoculation ; G, cellules géantes ; N, assise nécrosée ; X₁, bois normal de 1919 formé avant l'inoculation ; Mx, moelle à cellules ligneuses brunies ; hs, assise génératrice médullaire. — Au-dessous, détail des régions ci-dessus énumérées ; n, noyau ; f, fente lysigène bordée par des membranes brunies et montrant une fonte gommeuse ; l, lacune bordée par des cellules géantes K ; r, rayons médullaires ; hs, G, N, O correspondent aux régions du schéma qui portent ces lettres.

d'un an, nous ont donné, l'année suivante, l'une (A) une tuméfaction simple, l'autre (B) une tuméfaction au point piqué

compiquée de la présence, à 5 centimètres et à 9 centimètres au-dessus et à 5 centimètres au-dessous, de tuméfactions plus petites, qu'il paraît légitime de considérer comme des tumeurs secondaires.

Les figures rendent compte de la structure des tuméfactions locales obtenues aux points piqués.

La photomicrographie et le schéma (fig. 10 et 11) montrent l'ensemble d'une coupe transversale de la tumeur un an après l'inoculation.

En face du point d'inoculation I, le cambium a subi un arrêt



Fig. 12. — Assise génératrice médullaire formée au niveau de la tumeur à la suite de l'inoculation B. Détail des cellules à gros noyau, en voie de division active et disposées en assise (H), les cellules médullaires nucléées (Mx), à membrane lignifiée ponctuée ; les cellules géantes péri-médullaires (K) et le pôle de protoxylème (X).

de croissance et une nécrose partielle (au niveau de laquelle la coupe a subi le décollement que manifeste la photographie).

Plus profondément, dans la moelle, un certain nombre de cellules ont recommencé de se cloisonner et ont formé une assise génératrice.

Un an après l'inoculation, la cicatrice de la piqûre est occupée par un îlot de cellules hyperplasiées, multinucléées pour une bonne proportion (fig. 11). Autour de cet îlot néoplasique, des cellules se sont orientées en une sorte de capsule représentant l'équivalent d'une assise génératrice (O, fig. 11). Dans le voisinage, les rayons médullaires ont perdu leur orientation radiale normale ; ils se sont ramifiés et élargis.

Dans des cellules parenchymateuses de la tumeur, en particulier dans les cellules hypertrophiées qui prolongent les rayons médullaires dans le parenchyme cortical, on peut reconnaître

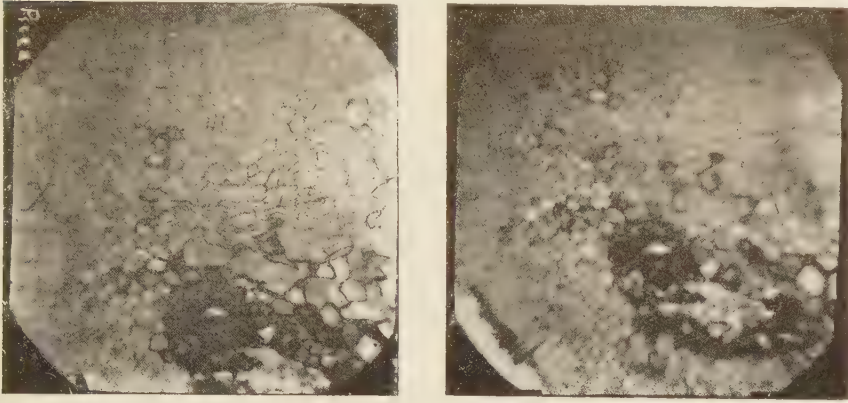


Fig. 13 et 14. — Photomicrographies montrant l'assise *c* des cellules en voie de division, les cellules pérимédullaires affectées de nécrose, et les pôles ligneux X.

l'existence de quelques bactéries, soit par l'examen direct des coupes montées dans l'eau, soit après coloration par la méthode de Ziehl ou du Gram amylique.

Tumeur secondaire de « *Picea excelsa* ». — Les tumeurs formées à quelque distance de la tumeur primaire formée au point d'inoculation sont des tumeurs en arc de cercle (microphotographie) résultant de la suractivité génératrice des cellules d'une certaine aire de cambium sans trace de lésion locale.

Nos coupes montrent le développement hyperplasique, au sein d'un flot cambial, d'un massif de cellules néoplasiques acidophiles (colorables en rouge par la méthode de Mann au bleu de toluidine-éosine).

Ces cellules représentent l'équivalent d'un tissu inflammatoire. Sur une certaine épaisseur, au voisinage, le cambium possède plusieurs assises de cellules parenchymateuses.

L'anneau ligneux annuel est beaucoup plus épais à la face interne de ce cambium qu'en regard du cambium sain.

Dans les portions de tige comprises entre les diverses tuméfactions, les coupes permettent de reconnaître l'existence de



Fig. 15. — Coupe transversale du liber, au niveau de la tumeur provoquée sur un rameau de *Picea excelsa* par l'inoculation A; X, bois; C, cambium; PH, liber. — En haut, détail de quelques cellules libériennes hypertrophiées (cn), infectées par des bactéries (Bz), rendues visibles dans leur zooglye par la coloration au violet phéniqué, régressée par l'alcool amylique.

traînées de cellules à noyau hypertrophié, à membranes brunies et gonflées.

Tumeur expérimentale de «*Picea excelsa*» par piqûre de tige. — En septembre 1920, nous avons piqué une aiguille, préalablement infectée par piqûre d'une tumeur d'épicéa,

dans le parenchyme cortical d'un entre-nœud âgé d'un an.

En août suivant, les coupes que nous avons pratiquées au niveau de la piqure nous ont permis d'observer trois ordres de réactions :

1° Les tissus qui, au moment de la piqure, représentaient le cambium fonctionnel ont, en regard de la piqure et sur une

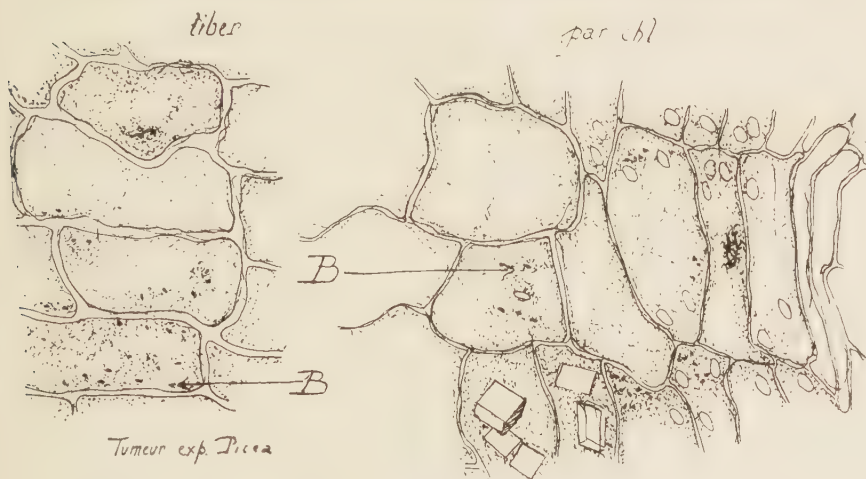


Fig. 16. — Cellules de tumeur expérimentale de *Picea excelsa* infectées par des bactéries B (à gauche, dans le liber ; à droite, dans le parenchyme chlorophyllien).

aire peu étendue, subi une fonte résineuse et ont laissé une lacune.

2° Au voisinage, les rayons médullaires acquièrent une importance exagérée par la grande taille de leurs cellules ou par le dédoublement des files de cellules, par leurs ramifications qui souvent pénètrent latéralement entre les fibres péri-cycliques (fig. 20).

Les cellules à oxalate sont particulièrement nombreuses.

3° Dans l'écorce, les canaux résinifères pleins sont abondants (S), même dans le parenchyme cortical récent (fig. 21).

Le bois de 1922 montre des canaux résinifères confluent ;



Fig. 17 et 18. — Tumeur expérimentale de *Picea excelsa* (fixation au Bouin, inclusion à la paraffine, coupes transversales de 10 μ d'épaisseur). — En haut (fig. 17), région de la tige inoculée en 1920 en *i*. — En bas (fig. 18), détail de l'hyperplasie dans la zone réactionnelle *i*; quelques fibres péri-cycliques (*f*) sont noyées dans la masse du parenchyme néoplasique, formé de cellules souvent binucléées (*n*).

les lumières de deux canaux voisins entrent en relation par une lacune. Le tissu sécréteur est représenté, non seulement par l'assise des cellules bordières, mais encore par plusieurs assises périphériques de cellules parenchymateuses.

La coloration par la méthode de Ziehl permet de déceler dans certaines cellules du parenchyme cortical, en particulier



Fig. 19. — Dans l'écorce voisine de la région *i*, les rayons médullaires (*rm*) sont hyperplasiés : leurs cellules se sont disposées en deux files, ou se sont insinuées latéralement entre les fibres péricycliques. A l'intérieur de certaines de ces cellules hypertrophiées, la coloration par la fuchsine phéniquée met en évidence des bactéries *B*.

dans les cellules de grande taille qui prolongent les rayons médullaires, la présence de quelques bactéries.

Tumeur expérimentale de « *Picea excelsa* » par piqûre de méristème. — Une inoculation faite en 1920 dans un bourgeon terminal n'a pas interrompu la croissance de la tige, et, en août 1922, l'entre-nœud correspondant à la région inoculée présentait un renflement noduleux.

Les coupes montrent que le fonctionnement de l'assise génératrice cambiale a été modifié sur une certaine étendue et

que les phénomènes réactionnels se poursuivaient encore en 1922.

Il s'est développé un massif sphérique de cellules embryon-

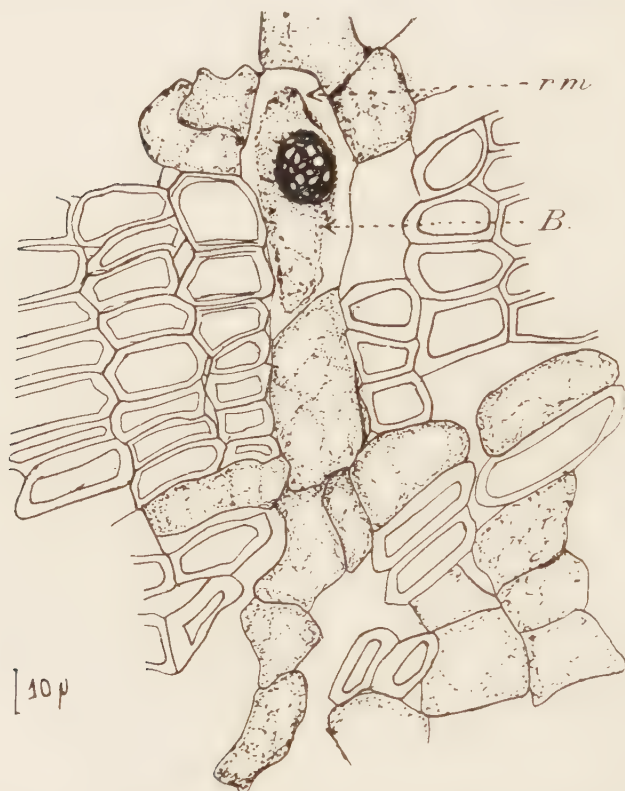


Fig. 20. — Coupe longitudinale radiale du parenchyme réactionnel voisin de l'inoculation *i*, montrant les bactéries B (coloration par la fuchsine acide). Les cellules voisines du parenchyme normal ne contiennent pas de bactéries.

naires très richement pourvues de matière nucléaire, soit par noyau unique exagérément volumineux, soit par deux noyaux.

Inoculations profondes. — Une inoculation plus profonde

et affectant la moelle donne lieu à des réactions traumatiques beaucoup plus graves qu'une inoculation effectuée dans le phelloderme et n'atteignant pas directement le cambium.

La blessure cambiale devient, sur ses bords, le siège d'une



Fig. 21. — Canal résinifère plein dans le parenchyme cortical ; S, cellules épithéliales hyperplasiées jusqu'à combler la lumière du canal ; B, bactéries visibles après coloration par la méthode de Ziehl.

prolifération qui, outre le bourrelet cicatriciel formé en direction centrifuge, engendre des tissus capables de venir combler la cavité traumatique de la moelle. Il en résulte une exagération de la dislocation initiale de l'arc ligneux, puis l'isolement des différents îlots ligneux, que tend à envelopper l'assise cambiale réactionnelle incurvée en arc de cercle (fig. 25).

La coupe transversale d'une tumeur obtenue par inoculation

intramédullaire de bourgeon terminal montre donc une très grande complexité. Les tissus originaux de la moelle (*m*)

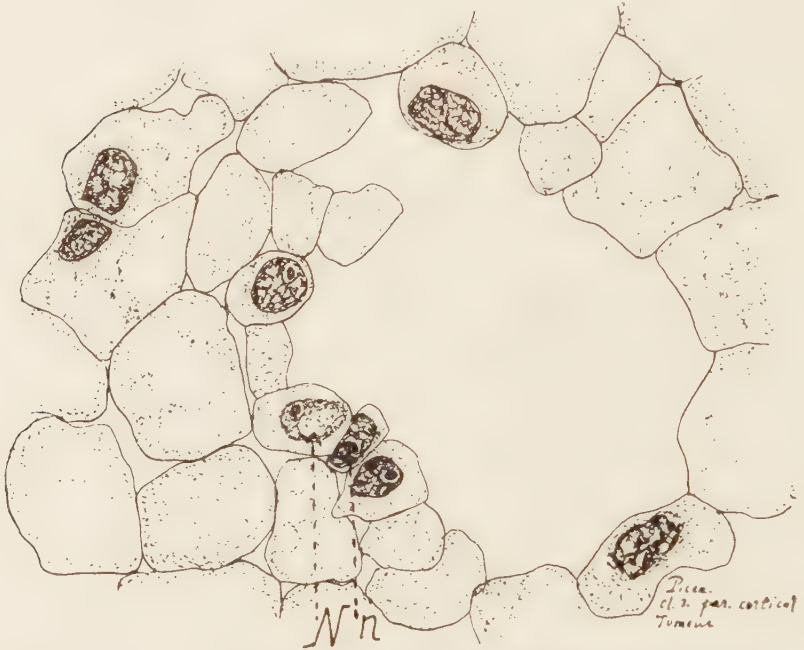


Fig. 22. — Canal résinifère du parenchyme cortical ; les cellules sécrétrices épithéliales possèdent un très gros noyau granuleux (N), à gros nucléole colorable en bleu foncé par le bleu polychrome (*n*).

ont presque entièrement disparu ; ils ont été supplantés par le produit de la prolifération (X', 20) de l'assise cambiale réactionnelle, c'est-à-dire par un amas de cellules à parois plus ou moins lignifiées, de cellules trachéides ou de fibres.

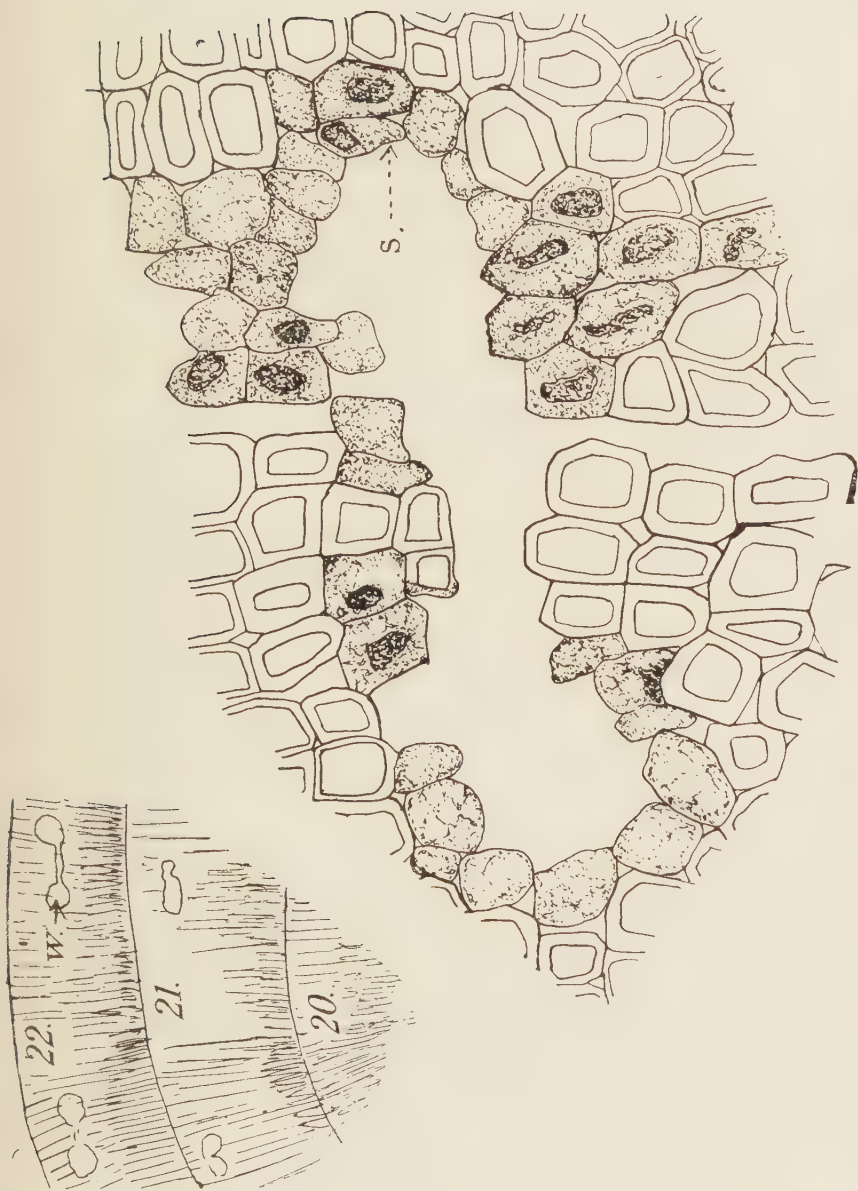


Fig. 23. — Confluence des canaux sécréteurs (w) dans le bois formé en 1921 et 1922 au niveau de l'inoculation i faite en 1920.

Fig. 24. — Détail de la confluence de deux canaux dans le bois d'été 1922 ; autour de la lumière comme, les cellules épithéliales (S) forment des amas de plusieurs assises. Le bois (x) est divisé par des fentes radiales.

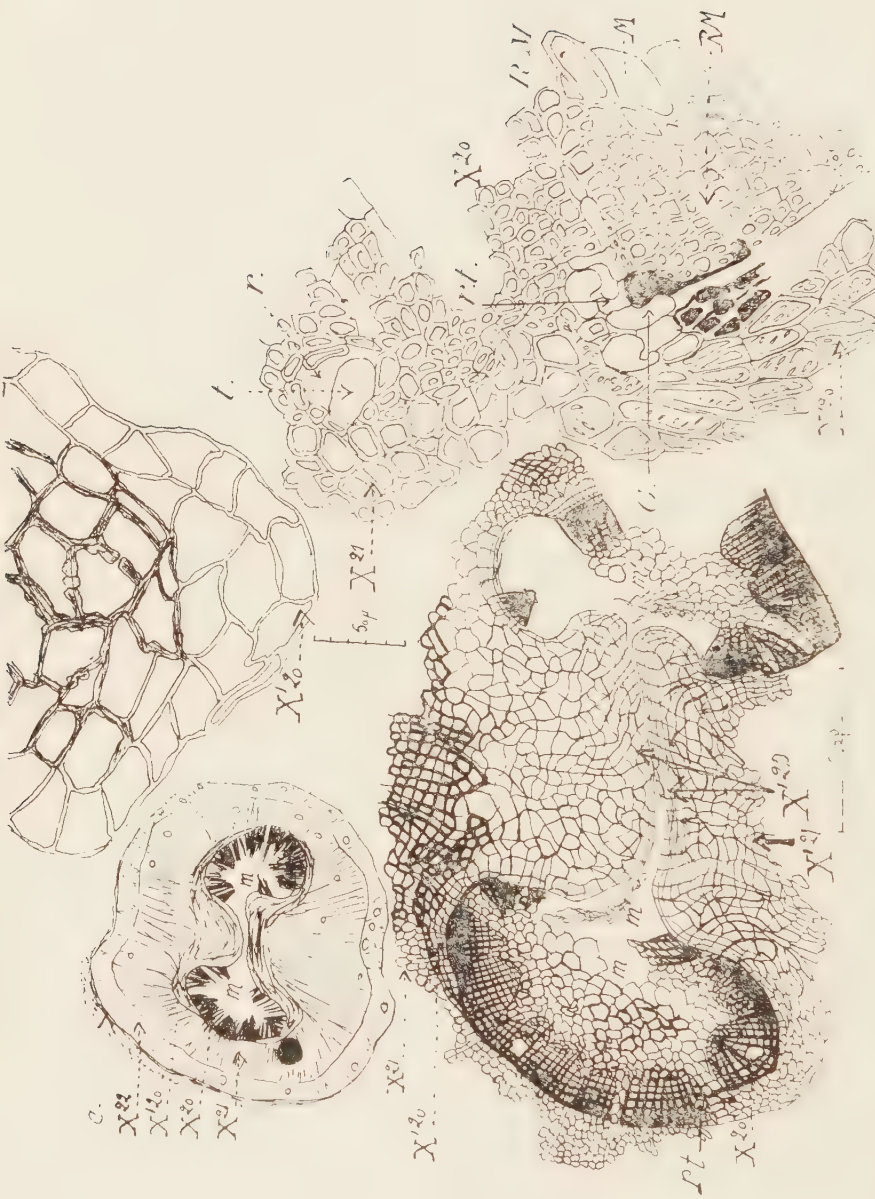


Fig. 25. — *Picea excelsa*. Tumeur expérimentale âgée de deux ans, produite par piqûre d'aiguille infectée dans un rameau de l'année en septembre 1920. — Coupe transversale du bois. — Coupe transversale du cambium fonctionnant au moment de 1920 et de la partie réactionnelle du bois de 1921. L'excitation du cambium fonctionnant au moment de l'inoculation a provoqué la formation d'une masse ligneuse (X^{20}), faisant hernie dans une lacune creusée à l'intérieur de la noëlle et séparant en deux le bois normal de 1920 (X^{20}). — Détail du bois réactionnel. — X^{20} , bois normal de 1920 ; X^{21} , bois réactionnel de 1920 ; M, moelle ; RM, rayon médullaire ; C, cellules criblées ; P, parastrobilées ; Pt, cellules des rayons médullaires ; R, canal rétinifère ;

CHAPITRE IV

LES TUMEURS DES « *PINUS HALEPENSIS* » ET « *PINUS CEMBRA* »

Les tumeurs des *Pinus Halepensis* et *P. Cembra* se classent, au point de vue morphologique, au voisinage des tumeurs pédicellées de *Picea excelsa* que nous venons d'étudier.

Mais ces tumeurs ont ce caractère très spécial qui les différencie nettement de toutes les autres tumeurs de Gymnospermes, de montrer à leur intérieur de grandes cavités bourrées de bactéries.

La très grande évidence de ces colonies bactériennes a valu aux tumeurs de *P. Halepensis* et de *P. Cembra* de faire très tôt l'objet d'études approfondies des pathologistes. Prillieux et Vuillemin, dès 1888, ont étudié simultanément les premières, tandis que les secondes ont fait l'objet plus tard d'études minutieuses de la part de von Tubeuf.

Il appartenait cependant à Petri de cultiver en culture pure l'organisme des tumeurs de pin d'Alep et de publier de ces formations une étude capable de faire comprendre leur signification, de faire comprendre en particulier que l'accumulation de bactéries dans les lacunes intercellulaires, qui avait paru un fait fondamental, est un fait secondaire, et que les tumeurs de *Pinus Halepensis* ne diffèrent pas essentiellement des autres tumeurs.

Répartition géographique des tumeurs de « *Pinus Halepensis* ». — Les régions où des tumeurs peuvent être trouvées en grand nombre forment dans les pineraies à *Pinus Halepensis* des aires très limitées, en sorte que ces pineraies peuvent être divisées en deux zones bien distinctes : la zone pratiquement indemne de tumeurs, qui comprend la presque totalité du peuplement, — et les foyers de surface très restreinte, où la presque totalité des individus sont déformés chacun par un très grand nombre de tumeurs.

Les foyers que nous connaissons sont : celui de Quercianella, sur la côte ouest de l'Italie, et celui de la Turbie, au-dessus de Nice.

Grâce à la courtoisie de M. le conservateur des forêts de Valence, il nous a été adressé des tumeurs du mont Ventoux, et en particulier de la forêt communale de Bedouin.

Il paraîtrait légitime d'expliquer la localisation des tumeurs dans ces foyers par la localisation du parasite bactérien ou des pucerons vecteurs.

Mais, au sein de la pineraie du Mont-Boron (Nice), que les forestiers considèrent comme exempte de tumeurs, nous avons trouvé un pin portant trois tumeurs bactériennes. Ce fait semble établir que le parasite bactérien des tumeurs est ubiquiste.

D'ailleurs, les forestiers semblent lier à des conditions écologiques et surtout édaphiques la présence ou l'absence de tumeurs bactériennes sur les pins d'Alep.

Sur le calcaire jurassique du Mont-Boron, les pins, à une exception près, ne montrent pas de tumeurs, tandis que sur les calcaires marneux de la Turbie, nous trouvons un massif d'arbres très gravement compromis par les tumeurs. Ailleurs, la présence de tumeurs est expliquée par le fait que le pin d'Alep s'y trouve à la limite supérieure de sa répartition en altitude (c'est d'ailleurs à 1 000 mètres d'altitude, à Coaraze, que furent récoltées les tumeurs étudiées par Vuillemin en 1888).

Prillieux avait signalé comme menacé de destruction par les tumeurs un peuplement de 12 hectares de pin d'Alep, situé à Coaraze, station des Alpes-Maritimes, d'où il avait tiré ses échantillons d'étude.

M. le conservateur des forêts Tessier, qui nous a signalé l'existence des tumeurs de pin d'Alep dans le massif du Ventoux, écrivait, en 1898, au sujet de la forêt communale de Bedouin : « Le pin d'Alep se trouve au-dessus de son aire normale et est destiné à disparaître. »

Au mont Ventoux, notamment dans la forêt communale

de Bedouin, le pin d'Alep se trouve sur des calcaires marneux de l'étage urgovien, entre 570 et 750 mètres d'altitude (rapport de M. l'inspecteur des Eaux et Forêts Reynier).

A la base du mont Ventoux, là où se trouvent les tumeurs, les brouillards sont assez fréquents et le sol est assez décalcifié pour que le pin maritime puisse y vivre en mélange avec le pin d'Alep (Reynier).

Au Luberon, sur sol calcaire néocomien, on rencontre un peu partout le pin d'Alep également atteint de tumeurs, mais c'est surtout sur les hautes plaines (600 mètres d'altitude environ) que la maladie sévit avec le plus d'intensité et de rigueur ; partout ailleurs, les sujets atteints sont rares et il ne semble pas que les massifs de pin d'Alep soient en danger au Luberon.

En somme, il ne paraît pas possible de lier l'abondance des tumeurs dans une pineraie donnée à tel ou tel facteur écologique défini. Au Ventoux et au Luberon, Reynier incrimine la situation aux stations élevées au-dessus de l'aire normale d'habitation et les plus exposées au brouillard.

A Quercianella, le professeur Petri considère le voisinage immédiat de la mer comme facteur déprimant des pins et les mettant en état de réceptivité.

A la Turbie, c'est le sol défectueux qui est considéré comme responsable.

§ 1. — Conditions prédisposantes d'origine traumatique.

Petri, attirant l'attention sur les lésions péridermiques qu'il observe fréquemment sur les rameaux jeunes des pins d'Alep porteurs de tumeurs, lésions qu'il rapporte à des altérations pathologiques des lenticelles, fait remarquer que ces hypertrophies lenticellaires, passant aux intumescences, sont fréquentes sur les pins croissant dans des conditions défavorables de sol ou de climat.

Il est intéressant de rappeler ici que les forestiers ont remarqué que ce sont précisément les pins d'Alep croissant dans

des conditions édaphiques ou écologiques défavorables qui portent des tumeurs.

Si donc ces hypertrophies de lenticelles ne sont pas forcément associées aux débuts de tumeurs, elles constituent cependant, très probablement, par leur masse de tissu embryonnaire, un terrain favorable aux débuts d'un développement parasitaire des bactéries.

Tout amas de parenchyme cicatriciel, dû à une réaction traumatique parasitaire ou à quelque autre origine, pourrait constituer sans doute aussi un point de départ de tumeur.

§ 2. — Age des rameaux porteurs de tumeurs.

Les tumeurs ne se manifestent pas sur les rameaux âgés de moins de trois ans.

Les pins jeunes, âgés de six à dix ans, n'en portent pas. Par contre, d'après Reynier, dans bien des foyers, tous les sujets sont atteints dès qu'ils atteignent l'âge de vingt ans.

Il ne paraît d'ailleurs exister aucune relation entre la taille des tumeurs et l'âge du rameau qui les porte. La taille des tumeurs ne croît pas régulièrement des rameaux les plus jeunes vers les grosses branches et vers le tronc.

§ 3. — Rapports des tumeurs avec la plante hôte.

La tumeur se comporte vis-à-vis du rameau végétatif qui la porte comme le fruit vis-à-vis du rameau fertile.

Sur le pin vivant, la tumeur située latéralement sur un rameau inhibe le développement de l'extrémité du rameau et elle en provoque souvent le dessèchement (fig. 30).

En général, les tumeurs s'observent sur des pins réduits de taille, rabougris, plus ou moins nanisés.

Lorsqu'un rameau porteur de tumeurs est coupé et abandonné dans le laboratoire, l'extrémité coupée trempant dans de l'eau, on voit se flétrir au bout de quelques jours les aiguilles, puis se rider le parenchyme cortical des parties saines

de la tige. Les tissus de la tumeur restent au contraire beaucoup plus longtemps turgescents. Petri a montré que, dans ces conditions, la tumeur vit nettement en parasite du rameau. Des coupes pratiquées dans des tumeurs séparées de l'arbre, mais portées sur des rameaux plongeant dans l'eau, nous ont montré des tissus peu altérés et des bactéries mobiles au bout de plusieurs semaines. Au contraire, les tumeurs séparées du rameau se dessèchent en quelques jours.

§ 4. — **Le rôle des Pucerons (« *Dilachnus pinihabitans* », Mdw.); l'étiologie des tumeurs bactériennes.**

Les pins d'Alep porteurs de tumeurs sont généralement infestés par des pucerons, aussi bien dans les foyers de *Quercianella*, de la Turbie... où les tumeurs sont abondantes, que dans la forêt du Mont-Boron où nous n'avons trouvé qu'un pin déformé par les tumeurs.

Les pucerons se groupent en plus grand nombre sur les rameaux jeunes mais déjà lignifiés, en particulier sur les rameaux de trois ans.

Les coupes transversales effectuées dans les rameaux couverts de pucerons permettent d'y étudier la cicatrice des piqûres.

Cette cicatrice se présente sous la forme d'un cordon de faible diamètre, traversant, en direction radiale, les cellules du parenchyme cortical, puis s'infléchissant au niveau des tissus libériens, pour prendre une direction parallèle à l'assise cambiale et intéresser ainsi une région plus ou moins étendue du liber immédiatement voisin (fig. 26; photographie 27).

Vers l'extrémité de la cicatrice de la piqûre, on voit les cellules infectées par quelques colonies de bactéries associées par une zooglée.

Dès 1888, Vuillemin (1) avait rendu les pucerons respon-

(1) *Comptes rendus*, 31 déc. 1888.

sables de l'infection des pins d'Alep par les bactéries des tumeurs, et ses conclusions trouvent une confirmation dans les recherches de Petri qui a figuré (microphotographie figure 19) un rostre de *Dilachnus pinihabitans* Mdw., demeuré



Fig. 26. — Coupe transversale pratiquée dans un rameau de trois ans de *Pinus Halepensis*, au niveau où vivaient de nombreux *Dilachnus pinihabitans*, et passant par la cicatrice (D) de la piqûre d'un de ces pucerons ; après avoir traversé le liber externe (A) dont les cellules sont bourrées d'amyloplastes, la piqûre a atteint le liber profond (PH), dont les parois cellulaires sont fortement gonflées ; les colonies de bactéries, incluses dans une zoogloée, s'observent vers l'extrémité profonde de la cicatrice (La Turbie, juin 1924).

en place dans le parenchyme cortical d'un rameau infecté.

On comprend que les pucerons s'infectent en piquant des tumeurs encore jeunes et soient ensuite capables d'inoculer, dans les tiges qu'ils vont piquer, un certain nombre des bactéries qu'ils auraient véhiculées dans leur tube digestif.

Peut-être le rôle des pucerons se borne-t-il tout simplement, comme le suggère encore Petri, à faire pénétrer dans la pro-

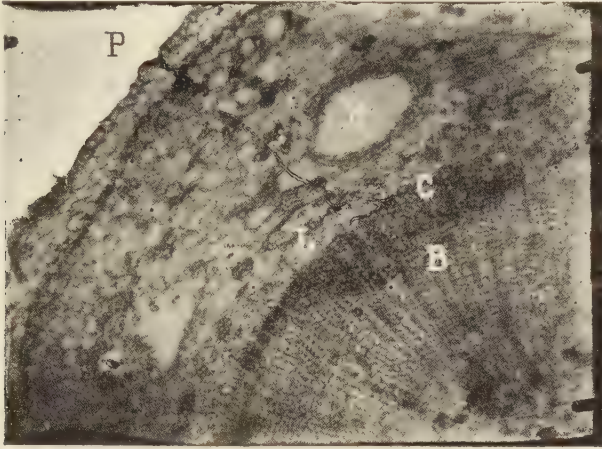


Fig. 27. — Photomicrographie de la coupe de rameau de *P. Halepensis* au niveau d'une cicatrice de piqûre de *Dilachnus pinihabitans*. P, cicatrice externe de la piqûre ; L, liber ; C, cambium ; B, bois ; R, canal résinifère.

fondeur des tissus les bactéries répandues à la surface de

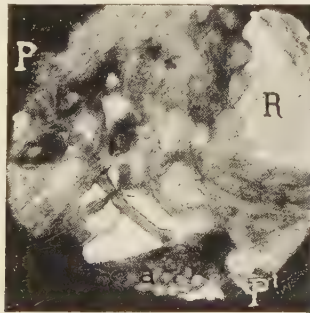


Fig. 28. — Détail de la cicatrice de la piqûre PP' dans le parenchyme cortical ; a, amyloplastes ; R, canal résinifère.

l'écorce par des agents quelconques, tels que les larves xylophages qui détruisent si souvent les vieilles tumeurs.

D'ailleurs, le *Ps. pini* qui se trouve sporadiquement dans des stations aussi éloignées que Quercianella, le Ventoux, la Turbie et Nice, et qui, très probablement, parasite le pin Cembro comme le pin d'Alep, doit être un organisme relativement banal.

§ 5. — Distinction des tumeurs d'origine profonde et des tumeurs d'origine superficielle.

Les tumeurs d'origine profonde sont dues à une excitation provoquée au niveau des tissus cambiaux par la pénétration primitive des bactéries dans la profondeur du liber ; elles



Fig. 29. — Tumeurs de *Pinus Cembra* (vallon du Boreon).

sont pourvues d'un système vasculaire correspondant au système vasculaire de la tige mère.

Les tumeurs d'origine superficielle ont pour point de départ un foyer bactérien situé au sein du parenchyme cortical. Les faisceaux vasculaires qu'elles peuvent posséder représentent alors le résultat de la lignification sur place de certains éléments du parenchyme et sont donc originellement indépendants du système vasculaire de la tige mère. Vuillemin (1888) avait déjà distingué les tumeurs d'origine cambiale, d'origine corticale, et d'origine cambio-corticale.

§ 6. — Évolution des tumeurs.

Pendant une première phase de croissance régulière, le parenchyme chlorophyllien conserve une surface corticale lisse, laissant voir la couleur verte du parenchyme profond.

Plus tard, se forme un rhytidome, plus ou moins crevassé ; le parasitisme de larves xylophages (*Dioryctria splendidella* H. S.) peut intervenir, provoquant une abondante résinose (*Quercianella*, la Turbie).

La tumeur peut perdre totalement la vitalité, ou sa partie centrale seule peut se mortifier, les régions marginales continuant alors à proliférer pour fournir des sortes de bourgeons.

§ 7. — Début des tumeurs de « *Pinus Halepensis* ».

L'observateur qui parcourt, au printemps, un peuplement de pin d'Alep où les tumeurs sont abondantes éprouve le sentiment que toutes les tumeurs, même les plus petites qu'il peut recueillir et qui ne sont pas plus volumineuses qu'un pois, sont déjà âgées et représentent un stade avancé de l'évolution. Les premiers stades de la tumeur, les stades d'incubation en particulier, échappent à l'observation superficielle.

En examinant minutieusement des portions jeunes de rameau dont les parties plus âgées portaient des tumeurs développées, nous avons remarqué l'allure anormale d'une sorte de bourgeon. L'examen vital de coupes non fixées montées dans l'eau révélait, dans certaines cellules, la présence de paquets de bactéries analogues à ceux du *Ps. pini*, certaines de ces bactéries étant mobiles.

Les coupes faites au microtome, après fixation et coloration à l'hématoxyline-safranine, montrent les amas bactériens présentant le mode de groupement caractéristique des amas de *Ps. pini* dans les tumeurs développées.

Ici, ces amas apparaissent nettement *intracellulaires*.



Fig. 30. — En haut, rameau de *Pinus Halepensis* mortifié à son sommet M par une tumeur vieille et nécrosée N, et portant plus bas de jeunes tumeurs en voie d'évolution T. — En bas, jeune rameau de *P. Halepensis* à pousse terminale mortifiée M et portant en *b* un bourgeon anormal infecté par le *Ps. pini*. 3, pousse de 1923 ; 4, pousse de 1924 (échantillon de Quercinella, 1924).

Les cellules du voisinage sont infectées par des bactéries disséminées.

A quelque distance des amas bactériens, un important îlot de méristème groupe des cellules en voie de multiplication très active, où les karyokinèses sont extrêmement nombreuses.

L'irrigation de cette masse néoplasique est assurée par des faisceaux ligneux que complique déjà la différenciation de cellules trachéides lignifiées disséminées au sein du parenchyme.

Le début des tumeurs d'après Petri. — Dans la plupart des tumeurs, l'examen histologique révèle que le processus hyperplasique a débuté par une plage de parenchyme ligneux située entre le bois d'automne et le bois de printemps, c'est-à-dire entre deux anneaux d'accroissement annuel. On en peut déduire que la tumeur doit son origine à un facteur qui trouble le métabolisme cambial au moment de la reprise vernale de la végétation. L'examen attentif des parties jeunes des rameaux dont la base porte des tumeurs permet d'y trouver quelques formations anormales.

Ce sont d'abord des excoriations du périoderme auxquelles

correspondent en profondeur, d'après Petri, des plages néoplasiques de parenchyme ligneux (*loc. cit.*, p. 4, fig. 3).

Or, pour certains cas au moins parmi les tumeurs d'origine profonde, Petri a pu voir se développer la tuméfaction à partir de cette plage d'hyperplasie contenant des bactéries : une série de cloisonnements, effectués surtout en direction radiale, engendre une masse ramifiée de tissu ligneux. Cette masse tend à se pédiceller dans sa partie proximale, tandis que son extrémité formera le corps ligneux de la tumeur.

Les bactéries originairement présentes dans la néoplasie cambiale se développent au voisinage des trachéides les plus internes du pédicelle et y déterminent la formation de lacunes remplies de zooglées. Ces bactéries intraligneuses restent, d'après Petri, emprisonnées à l'intérieur d'îlots ligneux pathologiques pendant toute la durée de l'évolution de la tumeur, sans jamais pouvoir donner naissance à des foyers bactériens dans le parenchyme cortical.

Des coupes de tumeurs, comme celles du bourgeon décrit, nous ont montré des bactéries intracellulaires.

De ses recherches, Petri conclut de son côté qu'avant leur période de vie intercellulaire les bactéries présentent, dans les tissus embryonnaires des tumeurs de pin d'Alep, une phase plus ou moins brève de vie intracellulaire durant laquelle s'exerce probablement leur action stimulante sur l'activité d'accroissement des tissus tumoraux.

Petri base ses conclusions sur des observations histologiques.

La non-continuité des diverses colonies de bactéries dispersées çà et là dans les tissus néoplasiques s'explique, en effet, par leur origine sporadique à partir de germes inclus dans les cellules embryonnaires et qui y sont demeurés à l'état de vie latente pendant quelque temps avant de développer leur pouvoir de prolifération et de provoquer la nécrose du cytoplasme et la fonte partielle des membranes.

On pourrait, il est vrai, croire à la diffusion des germes inclus dans la lamelle moyenne des cellules à mesure que la formation de nouvelles assises cellulaires refoule les anciennes,

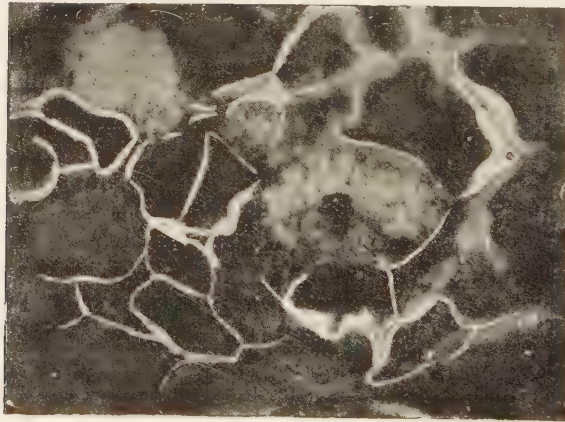
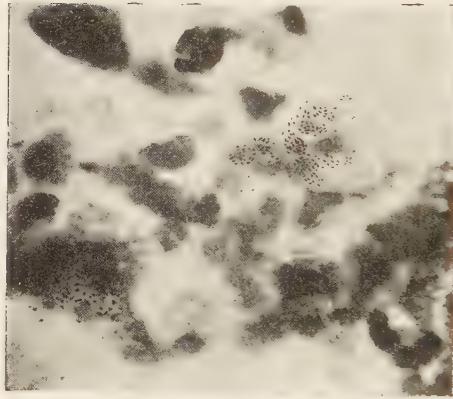
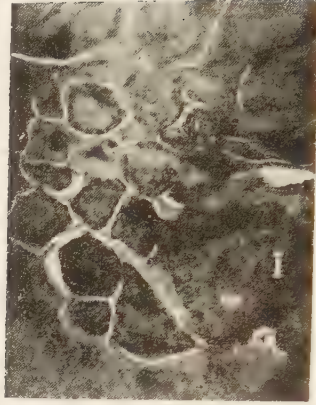


Fig. 31 à 33. — Photomicrographies de coupes transversales de tumeurs de *Pinus Halepensis* montrant les bactéries intracellulaires (I).

mais aucun fait histologique ou cytologique ne vient à l'appui de cette hypothèse.

Les longues trainées intercellulaires que forment les bactéries dans le parenchyme fondamental des tumeurs un peu âgées sont sans doute dues d'abord au déplacement d'une cellule infectée par la prolifération hyperplasique, puis à la multiplication ultérieure des germes dans les cellules plus âgées et susceptibles d'être lysées pour faire la place aux zooglées devenant désormais intercellulaires.

La cause du désaccord des observations de Prillieux (1890) et de celles de Vuillemin (1888) tient vraisemblablement à ce que, la phase intracellulaire des bacilles ayant échappé à ces deux auteurs, les premières zooglées qu'ils observaient et qu'ils pensaient représenter les phases de début des tumeurs, représentaient des phases secondaires. Ainsi, ce n'était pas dans le cambium, qui était desséché au fond de la piqûre, mais dans le tissu de l'écorce voisin du petit canal, que Prillieux, en 1890, trouvait des lacunes remplies de bacilles, lacunes ne paraissant pas se rattacher à un système régulier de canaux.

Étant donné le faible diamètre des piqûres de *Dilachnus pinihabitans*, on comprend que Prillieux ait pu ajouter : « Sur bien des tumeurs, il ne m'a pas été possible de distinguer la moindre trace de perforation ni même de crevasses au sommet de la masse de tissus où se trouvaient çà et là des lacunes plus ou moins grandes... »

§ 18. — Origine des cavités qui, dans les tumeurs âgées, renferment les foyers d'infection.

L'examen de coupes faites à la main, non fixées et montées dans l'eau, nous a montré l'aspect représenté figure 34, et laisse supposer que les bactéries occupent des cavités intercellulaires dès l'origine, qu'elles tendent à agrandir en dissolvant la lamelle moyenne des files de cellules voisines pour s'infiltrer entre elles.



Fig. 34. — Aspect des colonies de *Pseudomonas pini* dans les coupes de tumeurs examinées dans l'eau

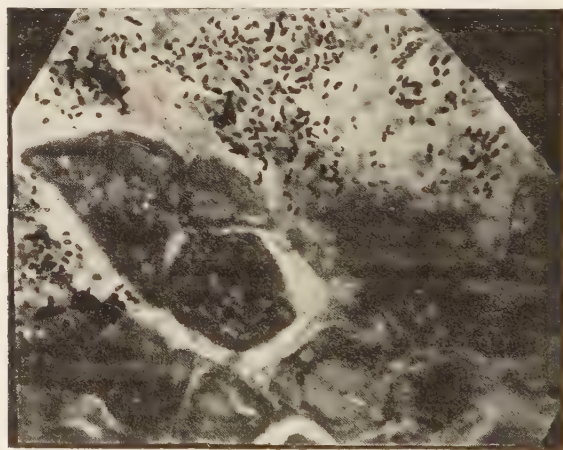


Fig. 35. — Colonies intracellulaires de *Ps. pini* dans une coupe de tumeur fixée au Bouin, colorée par l'hématoxyline ferrique.

Mais l'examen des coupes faites au microtome de tumeurs fixées montre des aspects (fig. 35) qu'explique mal la conception classique.



Fig. 36. — Rapport des zooglyphes de *Ps. pini* avec les cellules parenchymateuses de *P. Halepensis*. — Au centre, cellule dégénérée. — A la périphérie, cellules fortement vacuolisées à noyau basophile; les bactéries sont éparées au sein d'une zooglyphe pectique qui occupe les espaces intercellulaires.

Pour comprendre la signification véritable des cavités, il faut naturellement étudier leur évolution au cours de l'histogenèse.

Les tissus qui doivent former la future tumeur ne sont, à

l'origine, creusés d'aucune cavité pathologique, mais on y trouve des ilots de cellules embryonnaires. Certaines de ces cellules contiennent, dans leur cytoplasme, des bactéries.



Fig. 37. — Coupe transversale du parenchyme d'une tumeur jeune de *P. Halepensis*.

La multiplication des bactéries détermine la nécrose de la cellule hôte, et la formation d'une cavité où les bactéries, mises en liberté, forment leurs zooglées (Petri, p. 16, fig. 1, table XI). Les cavités qui logent les zooglées sont donc lysi-gènes, non schizogènes.

§ 9. — Formes de dégénérescence des tissus voisins des bactéries dans les tumeurs de pin d'Alep.

1^o Dégénérescence des membranes.

Dans une coupe traitée par la méthode de Gram, les parois

des cellules voisines des amas bactériens apparaissent fortement gonflées et colorées en bleu foncé.

Au milieu des masses bactériennes âgées, on retrouve encore la trace des membranes cellulaires plus ou moins lysées.

2^o *Dégénérescence nucléaire.*

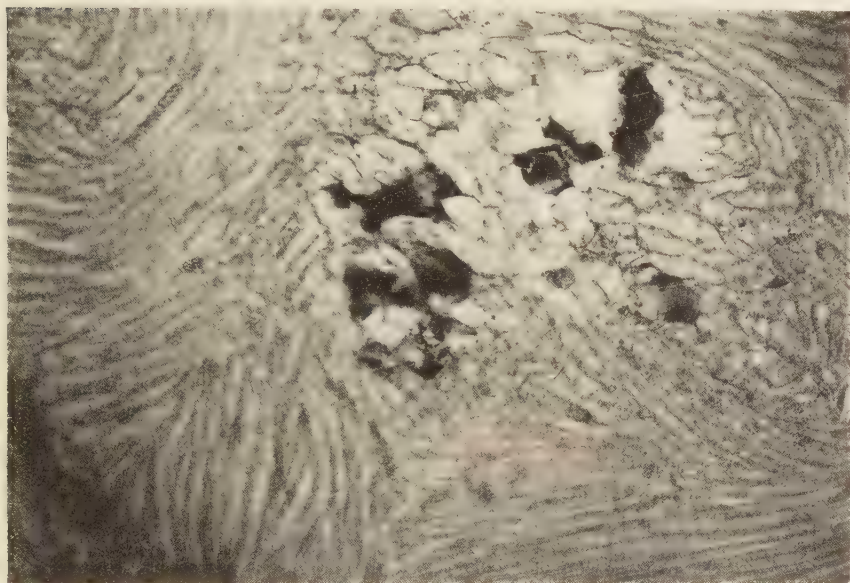


Fig. 38. — Membranes fortement colorées des cellules de *P. Halepensis* voisines des colonies bactériennes prenant le Gram, dans une coupe de tumeur colorée par le violet phéniqué et mordancée par la solution iodo-iodurée.

Le noyau des cellules voisines des amas bactériens tend à se fragmenter. La substance chromatique, devenue fortement cyanophile, après avoir augmenté quantitativement, finit par subir une fonte partielle.

3^o *Dégénérescence du cytoplasme.*

Le cytoplasme se vacuolise et devient dans son ensemble colorable par les colorants basiques. Des inclusions graisseuses s'accumulent dans la cellule, ainsi que des composés tanniques.

La coloration au bleu de toluidine-éosine d'une coupe longitudinale de tumeur jeune de pin d'Alep fixée au Bouin permet de reconnaître, fortement colorées en bleu (ce que nous avons sur la figure représenté en noir et au centre du nodule bactérien), les zooglées avec bactéries intercellulaires.

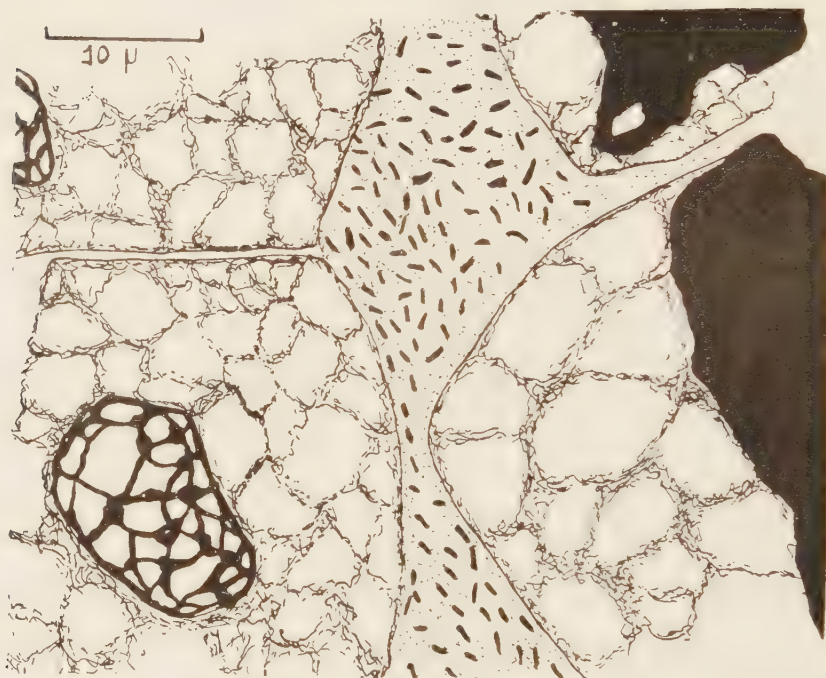


Fig. 39. — Dégénérescence des cellules parenchymateuses au voisinage d'une colonie de *Ps. pini*. Le protoplasme fortement vacuolisé contient d'énormes inclusions de composés tanniques.

Les cellules voisines ont un contenu plus ou moins vacuolisé, prenant fortement le bleu, et possèdent souvent plusieurs noyaux. Les noyaux, dans leur ensemble, sont cyanophiles et possèdent plusieurs granulations assez volumineuses qui fixent fortement le bleu. Plus loin (au milieu de la figure), les cellules, toujours cyanophiles, ont un cytoplasme dense. Enfin (à gauche), les cellules sont étirées et aplaties de manière

à orienter leur grand axe selon la circonférence qui entoure

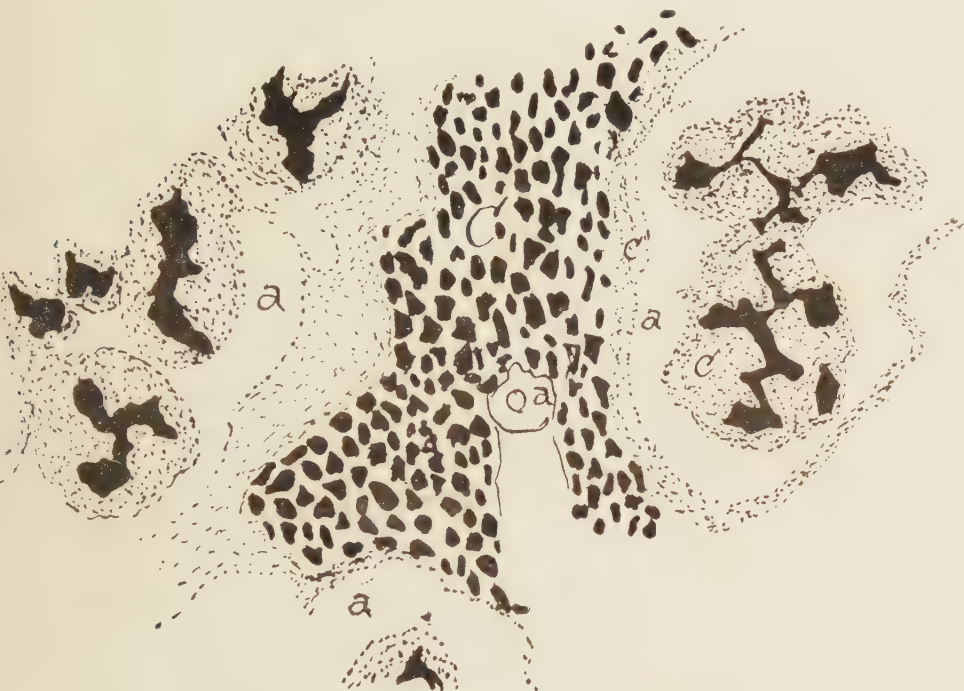


Fig. 40-45. — Fig. 40. Tumeur jeune de pin d'Alep (coloration bleu de toluidine-éosine). — En bas, ensemble schématisé d'un fragment de coupe transversale ; en noir, les masses de bacilles, entourées immédiatement du tissu en voie de nécrose (*c*) (ponctué) formé d'assises de cellules cyanophiles à vacuoles colorées en bleu ; quelques cellules sont binucléées. Ce tissu basophile est noyé dans le tissu réactionnel (*a*), formé d'assises de cellules acidophiles, à protoplasme très clair, creusé de grandes vacuoles non colorées ; allongées dans le sens tangentiel, ces cellules forment par leur groupement une sorte de capsule, entourée encore (*c*) de cellules cyanophiles (représentées par des punctuations). C, cellules du parenchyme cortical, complètement dégénérées, emplies d'amyloplastes et de substance tannique cyanophile ; le tissu est creusé vers sa partie centrale d'un canal résinifère dont la lumière est entourée de cellules acidophiles (*a*). — Page 52, détail des diverses catégories de cellules.

le nodule ; leur cytoplasme est clair, acidophile ; leur noyau,

pourvu d'un gros nucléole, est éosinophile. Seules quelques petites granulations y prennent le bleu faiblement ; souvent



Fig. 41 (à gauche), cellules C du parenchyme cortical. — Fig. 42 (à droite), cellules acidophiles de la capsule (a). — Fig. 43 (en bas), masse bactérienne et cellules voisines (b). — La même coupe qui fait l'objet du dessin est représentée par les photomicrographies (fig. 44, 45, 46).

ces cellules, complètement aplaties et comprimées, dégénèrent et deviennent fibreuses, mais beaucoup semblent demeurer

vivantes. Les karyokinèses s'observent dans la zone des cellules éosinophiles.

Ces cellules forment ce que l'on peut appeler la capsule

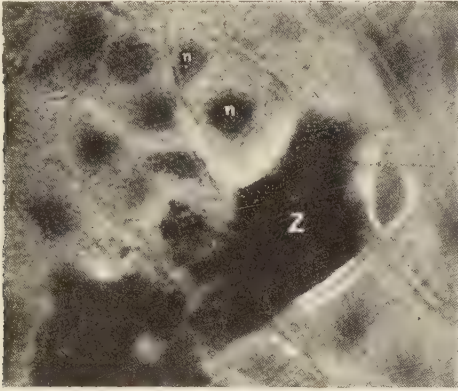


Fig. 43 bis. — Photomicrographie (effectuée avec obj. 9 et oc. 1) de la cellule cyanophile binucléée correspondant à la cellule dessinée (fig. 43, c).

du nodule bactérien, correspondant en fait à une assise génératrice.

Vuillemin (1888) avait d'ailleurs bien vu, dans l'écorce des tumeurs, chaque traînée de zoogléas entourée d'un épais revêtement de cellules embryonnaires très petites, se continuant insensiblement avec les éléments parenchymateux ordinaires.

VON TUBEUF, Knospen Hexenbesen und Zweig-Tuberkulose der Zirbelkiefer (*Naturw. Zeitsch. Forst. und Landw.*, p. 1-12, janv. 1910).

L. PETRI, I tumori batterici del pino d'Aleppo (*Ann. R. Istituto sup. for. naz. Firenze*, V, IX, 1924).

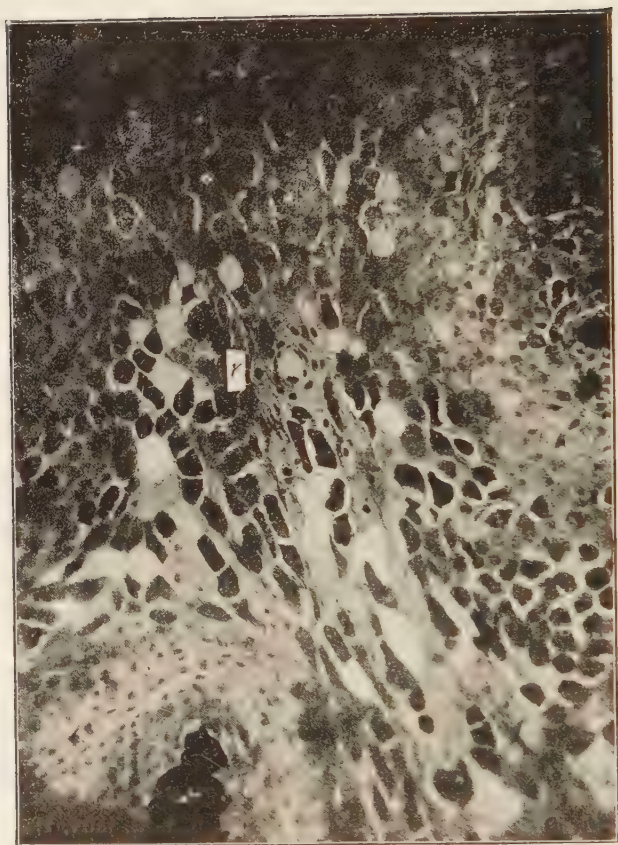


Fig. 44. — Coupe transversale de tumeur de pin d'Alep, montrant un canal résinifère (*r*) du parenchyme cortical entre deux foyers bactériens.

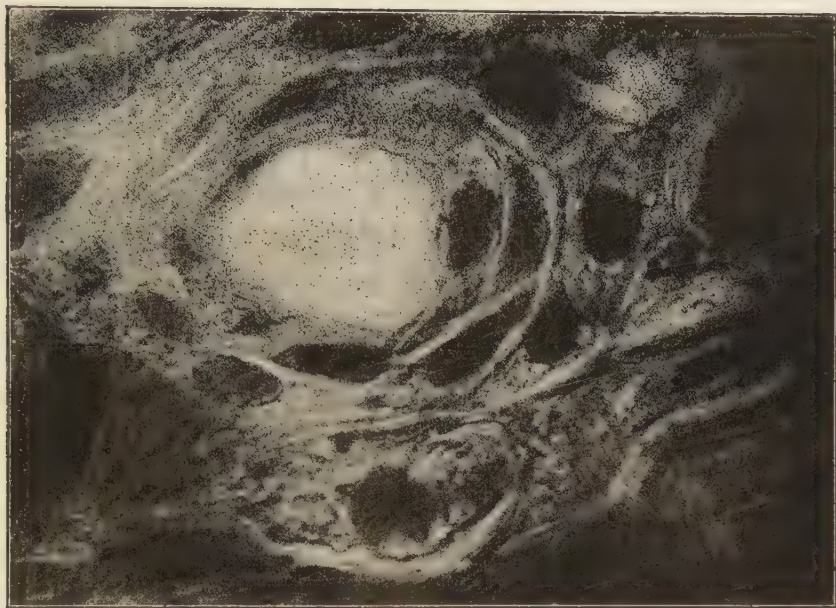


Fig. 45. — Détail du canal résinifère avec cellules épithéliales à gros noyau.



Eig. 46. — Coupe transversale de tumeur de *P. Halepensis* montrant les zooglées bactériennes et les tissus réactionnels du parenchyme voisin.



Fig. 47. — Rapports des foyers bactériens (en noir) avec les tissus vasculaires, les fibres (*f*) et les rayons médullaires (*m*) d'une tumeur jeune de *Pinus Halepensis* (coupe transversale).



Fig. 48. — Rapports entre les colonies intercellulaires (b) de *Pseudomonas pini* et les cellules parenchymateuses voisines ; g, dégénérescence granuleuse, basophile ; e, cellules réactionnelles, acidophiles à karyokinèse et division cellulaire active, dans le plan radial.



Fig. 49. — Karyokinèse dans les cellules acidophiles de la « capsule » entourant un foyer de *Ps. pini*; *k*, figure karyokinétique orientée obliquement (métaphase).

CHAPITRE V

LES BALAIS DE SORCIÈRE

Le *Tsuga Canadensis*, le *Taxodium distichum*, les épicéas et surtout divers pins, *Pinus maritima*, *Pinus montana*, *Pinus sylvestris*, *Pinus Halepensis*, pin Weymouth, peuvent exceptionnellement porter sur l'une de leurs branches un bouquet touffu de rameaux étroitement entremêlés.

Une telle anomalie peut rentrer dans la catégorie de ces formations anormales que groupe l'appellation de « balais de sorcière » et que peuvent montrer des individus appartenant soit aux espèces feuillues, soit aux espèces résineuses, à la suite d'excitations pathologiques de causes diverses, d'ailleurs souvent inconnues.

§ 1. — Origine des balais de sorcière.

Les balais de sorcière les mieux étudiés sont ceux que forment les branches de sapins dont un bourgeon a été infecté par la rouille du sapin, par l'*Æcidium elatinum*.

Tout au contraire des tissus des balais de sorcière du sapin, où la rouille, bien évidente à une certaine période de l'année, est toujours décelable par la présence du mycélium dans les tissus, les tissus des balais de sorcière des pins ne nous ont jamais paru renfermer de champignons susceptibles d'être considérés comme la cause de leur production.

Zachs (1) considérait les balais de sorcière des pins, des mélèzes, comme le résultat d'infection bactérienne : des bactéries peuvent s'observer dans les parties basilaires, renflées, des rameaux dont la ramification produit le balai de sorcière, mais les spécimens que nous avons pu étudier

(1) ZACHS, *Naturw. Zeitsch. f. Forst. und Landw.*, 1911.

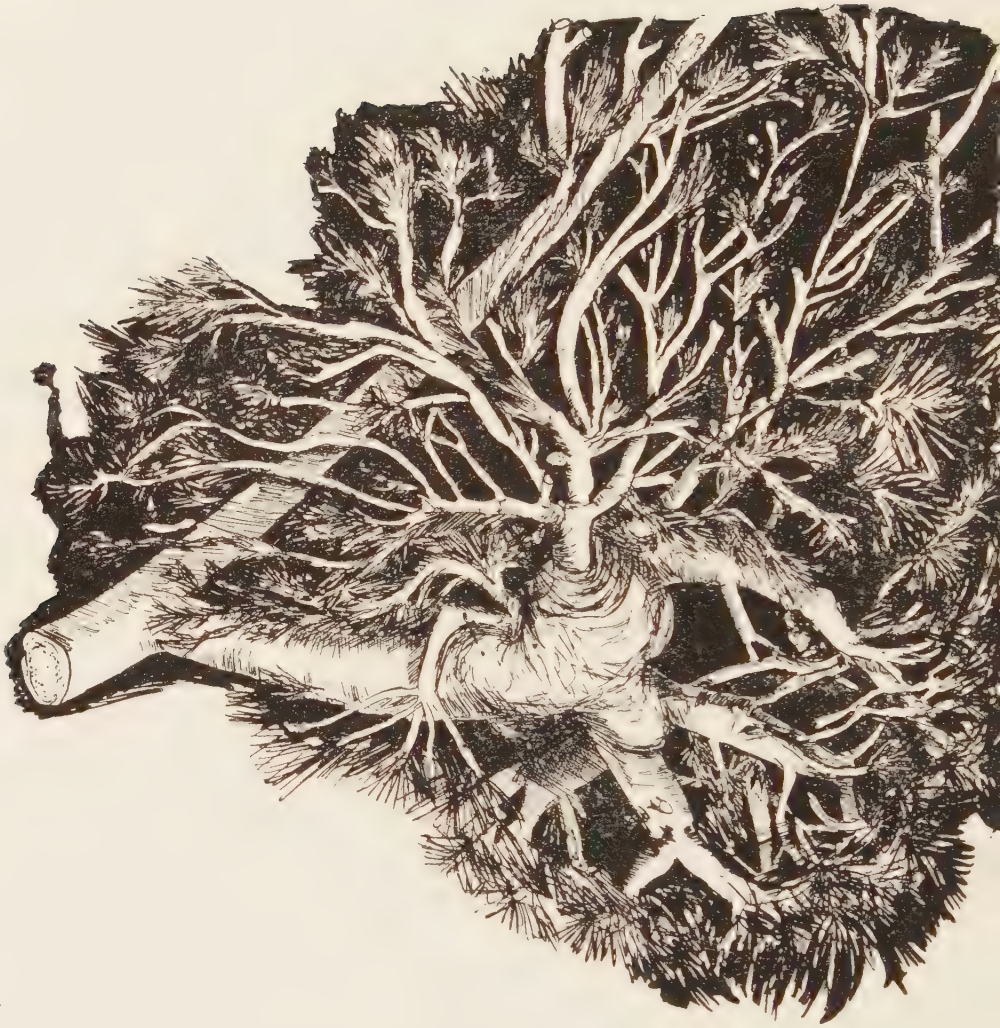


Fig. 50. — Balai de sorcière âgé de quinze ans, porté sur un rameau de *Pinus montana* âgé de vingt-cinq ans.

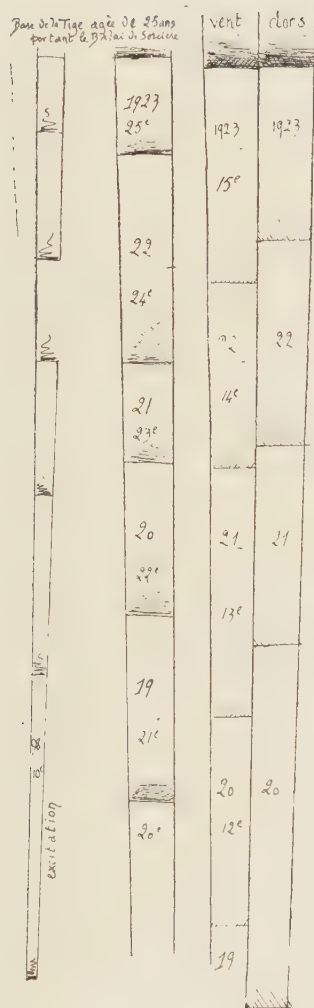


Fig. 51. — Accroissements ligneux du rameau portant le balai de sorcière : le dixième anneau d'accroissement, formé en 1898 (année du début de développement du balai), est exagérément épais. Les accroissements ligneux sont plus épais sur la face dorsale que sur la face ventrale.

étaient âgés de plusieurs années, trop éloignés, par consé-

quent, du début de leur développement pour qu'une signification valable puisse être attachée à ces bactéries que contenaient leurs cellules.

D'ailleurs, chez les pins, il paraît certain que les balais de sorcière ont des origines multiples.

Certains ne sont en fait que le résultat d'un buissonnement

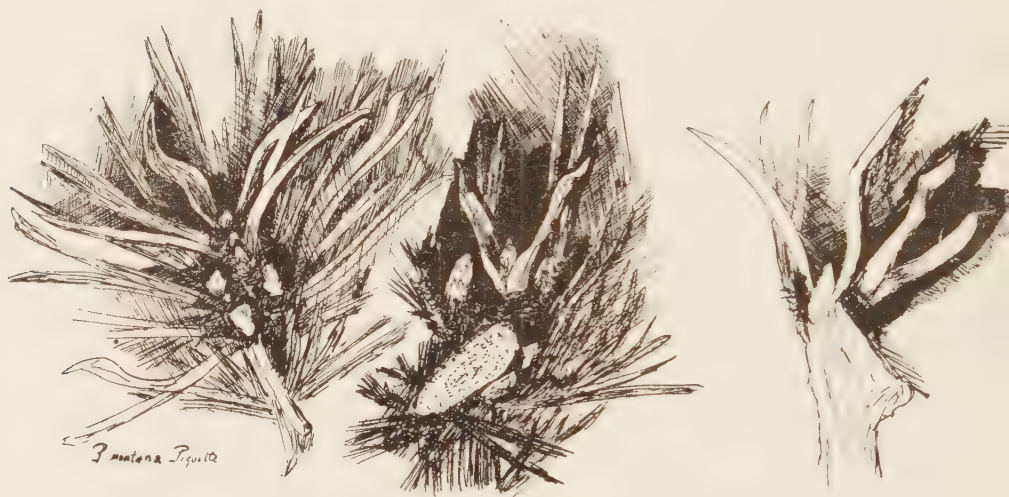


Fig. 52. — Développement anormal de bourgeons adventifs sur des *Pinus montana* dont le bourgeon terminal a été détruit.

provoqué par des écimages successifs dont se rendent responsables certaines larves destructrices de bourgeons.

De ces balais de sorcière à développement basipète, que figure par exemple Barbey, on peut rapprocher les formes buissonnantes des pins broutés dans les pâturages des montagnes (fig. 52).

Mais, bien que dans les balais de sorcière on puisse trouver un grand nombre des pousses terminales desséchées ou rongées par des attaques d'insectes, il ne paraît pas possible, dans tous les cas, d'expliquer la ramification des rameaux du balai par la destruction des pousses terminales, puisque cette ramification est au moins aussi excessive le long des



Picea montana 113

Fig. 53. — Rameau d'un balai de sorcière de *P. montana* dont les bourgeons terminaux *m* sont mortifiés (à gauche et en bas), et rameau du même balai de sorcière dont les bourgeons terminaux sont vigoureux.

rameaux dont le bourgeon terminal est sain qu'elle l'est le long des rameaux qui l'ont perdu.

§ 2. — **Mécanisme de la ramification excessive des rameaux du balai de sorcière.**

La prolifération, qui, dans les tumeurs, intéresse toutes les cellules cambiales, se limite, dans la production des balais de sorcière, à quelques paquets de cellules cambiales, ayant la



Fig. 54. — Développement d'un rameau à feuilles juvéniles entre les deux aiguilles d'un rameau court de *P. maritima*.

valeur d'initiales de bourgeons et capables, par conséquent, de produire des rameaux feuillés différenciés.

Le tassement des rameaux du balai de sorcière ne provient pas, en effet, du raccourcissement des entre-nœuds par un arrêt de croissance analogue à celui qui produit les phénomènes de court noué, mais de la cladomanie, c'est-à-dire de la multi-

plication des rameaux latéraux le long de l'axe, par suite de l'évolution de bourgeons qui, normalement, seraient demeurés rudimentaires et latents.

Les bourgeons du pin relèvent de trois types :

1^o Les bourgeons terminaux de la pousse annuelle sont



Fig. 55. — Photographie de balai de sorcière de *P. montana*, vu de profil.

destinés à former, l'année suivante, le rameau terminal et les rameaux du verticille.

2^o Les bourgeons adventifs.

3^o Les bourgeons qui terminent les rameaux courts porteurs d'aiguilles sont en général réduits à un mamelon formé de quelques cellules aplaties entre les bases des aiguilles.

Ces bourgeons peuvent exceptionnellement se développer et donnent alors naissance, entre les deux aiguilles gémées, à un rameau long qui sera à son tour porteur de rameaux courts porteurs d'aiguilles.

Ce phénomène contribue à la formation des balais de *Pinus maritima*.

Dans le balai de sorcière de *Pinus montana*, au contraire, nous ne voyons jamais se développer de bourgeons entre les bases des aiguilles.

Dans le spécimen représenté figure 56, la cladomanie résulte



Fig. 56. — Photographie de balai de sorcière de *P. montana*, vu par dessous.

exclusivement de l'évolution de bourgeons adventifs latéraux échelonnés le long des axes.

Ces bourgeons sont situés, soit au niveau d'un verticille, et ils procèdent alors d'un des bourgeons du verticille qui n'avait pas évolué en même temps que ses voisins, soit sur un entre-nœud.

L'évolution de ces bourgeons peut être tardive puisque nous en voyons se développer dans la profondeur même du



Fig. 57. — Évolution des bourgeons adventifs 1, 2...6 jusqu'au niveau du sixième verticille d'un rameau du balai de sorcière.

balai de sorcière, au-dessous du neuvième verticille à partir du sommet.

Les rameaux produits par ces bourgeons restent courts et



Fig. 58. — Évolution des bourgeons adventifs sur un rameau du balai de sorcière.

grêles et produisent quelques aiguilles naines, dont le groupement présente souvent des anomalies par défaut ou par excès. Certaines de ces aiguilles sont isolées sur le rameau qui les porte et qui devient monophylle ; d'autres sont, au contraire, groupées par trois.

VON TUBEUF, Ueber die Natur der Nichtparasitären Hexenbesen (*Naturw. Zeitsch. f. Forst und Landw.*, 1912).

JACCARD, Balais de sorcière (*Journ. forestier suisse*).

NEGER, Die Krankheiten unserer Waldbäume, 1919.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE BACTÉRIOLOGIQUE DES TUMEURS

CHAPITRE PREMIER

CULTURE DES BACTÉRIES DU PIN D'ALEP

Quoiqu'il y ait un nombre considérable de bactéries dans chacun des très nombreux foyers qui existent dans une tumeur de pin d'Alep, il est relativement difficile d'en obtenir des cultures sur milieux artificiels, soit que coexistent dans ces tumeurs, avec les bactéries pathogènes, d'autres bactéries capables de prendre dès le début ou à la longue la suprématie dans les cultures, soit que les bactéries pathogènes ne se trouvent pas toujours, dans les divers foyers, sous une forme capable de proliférer *in vitro*.

Les tumeurs employées comme source du matériel de culture nous avaient été envoyées du mont Ventoux, en 1919. Elles provenaient en 1924 de Quercianella (station située au sud de Livourne et qui a fourni au professeur Petri le matériel d'étude pour sa monographie) et enfin de la Turbie, station située au-dessus de Monte-Carlo.

Les tumeurs ont été choisies suffisamment développées, mais encore assez jeunes pour être recouvertes d'un parenchyme chlorophyllien lisse, non craquelé.

Certaines tumeurs ont été stérilisées extérieurement avec une solution de bichlorure de mercure à 2 p. 100, puis lavées deux fois à l'eau distillée, mais cette précaution paraît inutile, les contaminations les plus fréquentes provenant évidemment de microorganismes présents à l'intérieur des tumeurs.

Il suffit donc de peler les tumeurs avec un scalpel flambé

pour mettre à découvert les foyers bactériens du parenchyme profond ou ceux des tissus lignifiés et de prélever aseptiquement les portions de tissu comprenant ces foyers bactériens.

Les fragments prélevés sont transportés dans de l'eau stérile et soumis à un broyage grossier, capable de mettre en suspension dans l'eau les colonies bactériennes et les fragments de tissu.

Quelques centimètres cubes de cette émulsion sont alors mélangés au milieu gélosé que l'on vient de couler à la température de 40°, dans des boîtes de Petri.

Le milieu nutritif employé a été toujours le bouillon de viande peptoné, rendu faiblement alcalin et solidifié par l'addition de 2 p. 100 de gélose. Petri a vérifié que ce milieu est le seul qui permette le départ des cultures des bacilles des tumeurs.

Dans les conditions de technique employées, l'ensemencement des boîtes est relativement massif, et cependant une proportion importante des fragments de tissus ensemencés ne donne naissance à aucune colonie capable de croître sur le milieu gélosé.

Deux méthodes permettent de s'assurer que ce non-développement dépend non de l'absence de bactéries dans les tissus ensemencés, mais d'une impuissance de ces bactéries à proliférer activement.

1° Pour acquérir la certitude d'ensemencer les bactéries dans le milieu de culture, il suffit, ainsi que nous l'avons fait après Petri, de broyer les fragments de tissus sur une lame flambée dans une goutte d'eau stérile, et d'y mettre en liberté les colonies bactériennes. En examinant l'émulsion obtenue sous le microscope avec un faible grossissement, il est facile de prélever avec une aiguille flambée tel ou tel amas de colonies pour l'ensemencer dans le bouillon gélosé.

2° Pour vérifier que les fragments de tissus ensemencés, qui paraissent rester stériles, renferment vraiment des bactéries, il suffit de prélever les fragments après quelques jours

de séjour dans le bouillon gélosé, de les broyer dans de l'eau stérile et de les examiner au microscope.

Pensant que le non-développement des bactéries des tumeurs pouvait être dû à un manque de contact suffisamment intime entre les fragments de tissu et le milieu gélosé, nous avons essayé d'obtenir le départ des cultures à partir de fragments de tissus ou de colonies bactériennes immergées dans un bouillon faiblement gélosé et semi-fluide.

Le bouillon semi-fluide ne permet pas d'obtenir un plus fort pourcentage de colonies activement proliférantes que le bouillon solidifié, mais il permet de reconnaître microscopiquement des ébauches de développement qui s'arrêtent au stade où quelques rares bactéries mobiles forment, dans le milieu gélosé, une étroite auréole autour de la colonie originale.

§ 1. — Physiologie des bactéries du pin d'Alep.

1^o *Sécrétion de zooglées pectiques dans les tumeurs.* — Les coupes examinées dans l'eau ou les liquides réfringents sans fixation, ou après fixation par les vapeurs d'acide osmique, montrent les bactéries comme des bâtonnets très réfringents enrobés dans des zooglées massives ou allongées en trainées dans les espaces intercellulaires.

Ces zooglées se colorent électivement dans les coupes par les colorants des matières pectiques. En particulier, si des coupes sont immergées dans des solutions extrêmement diluées et à peine colorées de safranine ou de rouge de ruthénium, on voit se développer, par l'adsorption de la matière colorante, une coloration rose foncé ou rouge vif des amas bactériens. L'examen microscopique montre que la zooglée seule a fixé le colorant, les corps bactériens eux-mêmes restant non colorés.

2^o *Sécrétion de zooglées en culture.* — Les colonies développées sur bouillons de légumes gélosés sont de consistance filante. Les bactéries sont enrobées dans une zooglée. Quoique moins développée que celles des bactéries infectant les tumeurs, la

zooglée des bactéries en culture est facilement mise en évidence par les méthodes de coloration panoptique ou par le bleu polychrome qui la colore métachromatiquement.

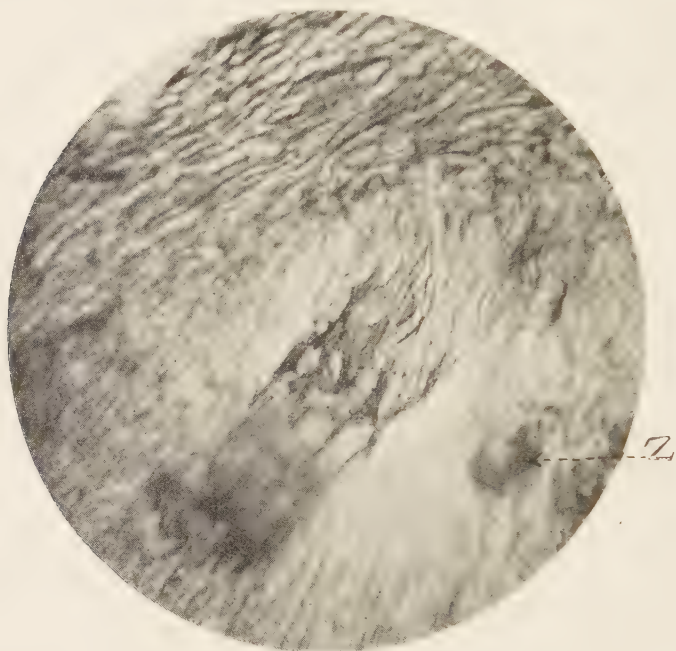


Fig. 59. — Photomicrographie de coupe transversale de tumeur de pin d'Alep, colorée par le rouge de ruthénium et montrant en *z* une zooglée pectique.

Si, d'ailleurs, on prélève dans une culture un fragment de colonie et qu'on l'immerge dans une solution très diluée de safranine ou de rouge de ruthénium, on obtient, comme dans le cas des coupes, une coloration élective de la zooglée.

§ 2. — Signification des zooglées.

La formation des zooglées dans les cavités lysigènes ou dans les espaces intercellulaires est caractéristique de la

bactérie des tumeurs de *Pinus Halepensis* et de *P. Cembra*.

Ces zooglées forment de petites masses sphéroïdales ou ellipsoïdales et dont l'aspect caractéristique a été signalé par Vuillemin dès 1888. Pouvant atteindre 25 à 35 μ . de diamètre, chaque zooglée groupe un nombre plus ou moins considérable de bactéries que Petri considère comme procédant toutes d'une même cellule mère par divisions successives.

Certaines cellules bactériennes libérées dans une cavité lysigène ou dans un espace intercellulaire sont en effet enveloppées d'une sorte de capsule fixant les colorants pectiques, la cellule bactérienne elle-même fixant les colorants nucléaires. Ces cellules, de forme arrondie et plus grandes que les cellules normales (1,5 à 2 μ), sont celles qui sont destinées à donner origine à une zooglée. La formation de ces capsules peut d'ailleurs s'observer dans les cultures (fig. 60).

La formation des capsules et celle des zooglées qui en dérivent n'est pas d'ailleurs un phénomène spécial à certaines bactéries, capsules et zooglées ne représentant rien d'autre que le résultat du gonflement excessif de la membrane pectique



Fig. 60. — Zoogloes et capsules de *Pseudomonas pini* en culture.

qui, chez les cellules associées en parenchyme, forme la lamelle moyenne. Dans le cas de divers organismes vivant en parasites, la formation de capsules et de zoogléas est évidemment un phénomène réactionnel provoqué par des conditions d'existence défavorables. Il semble bien qu'il en soit ainsi des zoogléas formées par le *Ps. pini* au cours de la phase de vie intercellulaire et qu'il y ait là un phénomène analogue à la formation des massues des *Actinomyces* et surtout aux phénomènes constatés par Magrou.

§ 3. — Sécrétion de pigment par le « *Pseudomonas pini* » en culture pure.

Sur milieux gélosés, les cultures pures de *Ps. pini* apparaissent comme des colonies de couleur jaune.

Cette formation de pigment, observée par Petri pour les colonies isolées des tumeurs des pins d'Alep de Quercianella, s'observe encore pour les colonies que nous avons isolées des tumeurs des pins d'Alep de la Turbie.

Le pigment jaune du *Ps. pini* a été soigneusement étudié par Petri qui l'a trouvé très analogue au pigment jaune que produit le *Ps. hyacinthi* (Wak) Smith.

« Ce pigment ne diffuse pas lorsque les colonies sont immergées dans l'eau ; mais il demeure toujours à l'intérieur de la cellule bactérienne. Il est faiblement soluble dans la glycérine, l'acide acétique, l'ammoniaque, très peu soluble dans l'acétone ou l'alcool éthylique ; il est insoluble dans le xylol, le chloroforme, le toluène, le sulfure de carbone, l'éther.

« Le pigment perd sa teinte jaune sous l'influence des réducteurs et reprend sa couleur au contact d'un corps oxydant. »

§ 4. — Variations de couleurs des colonies impures.

La couleur jaune propre aux colonies pures du *Ps. pini* est profondément modifiée lorsque, dans une même colonie, d'autres microorganismes viennent s'ajouter au *Ps. pini*.

D'une part, divers chromogènes paraissent fréquents dans les tumeurs de pin d'Alep et leur propre pigment peut s'ajouter à celui du *Ps. pini*, le mélange donnant tous les tons de jaune, d'orange, de brun ou de rouge. Mais les microorganismes qui ne sécrètent aucun pigment semblent eux-mêmes capables de modifier la couleur propre des colonies de *Ps. pini*, soit par les modifications qu'ils introduisent dans la réaction du milieu, soit par un tout autre effet de leurs excréments.

Von Tubeuf avait noté pour les cultures des bactéries des tumeurs de pin Cembro cette possibilité de virage de la coloration des colonies. « Au bout d'un certain temps, écrivait-il, un certain nombre de colonies brunissent, d'autres restent hyalines. » Il attribuait cette variation à l'existence, au sein des tumeurs, de bactéries autres que les bactéries pathogènes et capables de prendre, à la longue, le dessus dans les cultures ; mais il semble bien aussi exister une possibilité de variation.

§ 5. — Variations de la pigmentation des colonies de « *Ps. pini* ».

A côté des colonies jaunes du *Ps. pini*, beaucoup de cultures peuvent renfermer des colonies formées de bactéries en tout semblables au *Ps. pini*, mais ne présentant pas de pigmentation.

Parfois même, le long d'une même strie d'ensemencement, un repiquage fait à partir d'une colonie jaune nous a donné, entre des colonies jaunes, une ou plusieurs colonies blanches.

Il paraît donc exister deux races de *Ps. pini* : l'une xanthogène, l'autre non.

§ 6. — Coloration du « *Pseudomonas pini* » par la méthode de Gram.

Le *Ps. pini* est décrit par Petri comme une bactérie qui prend le Gram. Nous avons vérifié ce caractère par la coloration de frottis faits avec des cultures de *Ps. pini* provenant de la Turbie.

D'ailleurs, l'application aux coupes de tumeurs de la méthode de Gram permet d'obtenir une coloration intense assez élective des colonies bactériennes (figure, photomicrographie 38).

Von Tubeuf avait déjà signalé que, dans les coupes de tumeurs de *Pinus Cembra* traitées par le Gram, les amas bactériens se colorent en bleu au milieu du parenchyme brun.

La coloration par la méthode de Gram a permis à Petri de mettre en évidence la forme extrêmement petite que prend le *Ps. pini* au cours de la phase de multiplication active.

§ 7. — Flore microbienne des tumeurs de « *Pinus Halepensis* ».

Divers microorganismes cohabitent avec le *Ps. pini* dans les tumeurs de pin d'Alep, alors même que celles-ci, jeunes encore, ne présentent à leur surface aucune lésion apparente par où puissent pénétrer à l'intérieur les saprophytes de l'extérieur.

De ces saprophytes, divers ne se rencontrent qu'exceptionnellement dans les tumeurs provenant d'une certaine localité, et pas dans les tumeurs provenant d'autres localités (*Bac. mycoïdes*).

D'autres saprophytes semblent accompagner le *Ps. pini* dans les tumeurs des diverses localités où nous avons pu les étudier.

Ce sont d'abord, naturellement, des formes banales telles que *Bac. vulgaris*.

Ce sont encore des bacilles allongés, pouvant devenir filamenteux. Ce sont aussi divers chromogènes.

Une attention particulière doit être accordée à un staphylocoque xanthogène qui, en cultures, peut être facilement confondu avec le *Ps. pini*. Nous résumerons ici les principales différences macroscopiques et microscopiques des deux organismes.

	<i>Pseudomonas pini.</i>	<i>Staphylococcus pyogenes aureus.</i>
Colonies	Jaune-canari, souvent lobées.	Jaune de chrome.
Microorganisme isolé.	Bâtonnet grêle et court, 0,6-1,5 μ $\times$ 0,4-1 μ . Motile grâce à un long cil polaire.	Forme coccus volumineuse. Immobile
Groupe ment	Linéaire, en streptocoque.	Dans les deux ou dans les trois directions de l'espace, en staphylocoque ou en sarcine.

CHAPITRE II

LES BACTÉRIES DES TUMEURS DE « PICEA EXCELSA »

Au contraire de beaucoup de tumeurs, les tumeurs de *Picea excelsa* paraissent pauvres en germes ; en transportant sur milieux gélosés des fragments volumineux de tissus comprenant le parenchyme cortical profond, le cambium et le bois superficiel, on obtient très rarement (exception faite des infections secondaires, elles-mêmes assez rares) le départ d'une culture microscopiquement visible.

Cependant, nous avons obtenu une colonie de microcoques xanthogènes intéressants pour leur ressemblance avec le *Ps. pini* du pin d'Alep.

Dans un certain nombre de cas, on peut s'assurer que, comme pour les tissus des tumeurs de pin d'Alep, la stérilité des tissus n'est qu'apparente, puisque les fragments inclus dans le milieu gélosé s'entourent d'un halo trouble, que l'examen microscopique montre être bourré de

bactéries très courtes. Après coloration par la méthode de Gram et examen à un fort grossissement, ces bactéries cocciformes se montrent groupées par petits amas de microcoques (fig. 61) semblables à ceux que Petri a figurés pour les formes de début du *Ps. pini*.

D'ailleurs, de meilleurs résultats sont obtenus si la gélose



Fig. 61. — Amas de bactéries des tumeurs de *Picea excelsa*, produits en culture sur bouillon de viande gélosé, et colorés par la méthode de Gram.

employée est non plus solide, mais semi-fluide. Alors, autour du fragment de tissu immergé près de la surface libre du milieu, puis à une profondeur de plus en plus considérable au-dessous de la surface, on voit se développer une coloration brunâtre et un trouble du milieu que l'examen microscopique montre être dû à un développement de colonies de microcoques plus ou moins mobiles.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

CHAPITRE PREMIER

LE CAMBIUM

§ 1. — Le cambium normal.

Le cambium normal n'est pas un tissu méristématique absolument homogène et indifférencié, et l'on peut reconnaître, parmi les initiales cambiales, deux catégories bien différentes par la taille :

1° Des cellules de grande taille, allongées en fuseau, possédant une grande dimension et deux petites, représentant les initiales des éléments vasculaires ;

2° Des cellules de plus petite taille, de forme plus ou moins isodiamétrique, groupées par petites masses, représentant les initiales des bandes de tissu parenchymateux qui persisteront au sein des éléments vasculaires, c'est-à-dire les initiales des rayons médullaires.

Les divisions des initiales de l'une ou l'autre catégorie se font surtout selon un plan de clivage périclinal, parallèle à la tangente à la circonférence de la tige.

Il en résulte que les initiales vasculaires se divisent selon leur plus grande dimension ou, plus exactement, selon un plan d'aire maxima, tandis que les initiales médullaires se divisent selon leur plan d'aire minima.

Enfin, les initiales cambiales ne se divisent pas selon le plan radial.

Enfin, la croissance périphérique du cambium ne se fait pas par des divisions des initiales selon le plan radial, mais par l'élongation des initiales qui glissent les unes par rapport aux autres jusqu'à atteindre une certaine longueur, pour alors se diviser, au moyen d'une cloison obliquement transversale, en deux moitiés qui, à leur tour, croissent et se divisent (R. Hartig, Klinken, Bailey).

§ 2. — Le cambium pathologique.

Les faits de tuméfaction, qui sont essentiellement l'œuvre de l'activité cambiale, sont donc déterminés soit par la simple exagération des processus normaux de la multiplication des initiales cambiales, soit par la modification de l'importance relative de ces différents processus.

D'une part, les initiales cambiales n'ayant pas toutes la même valeur d'histogenèse, il suffit que l'une des catégories manifeste une croissance relative plus active pour provoquer la formation de tissus pathologiques anatomiquement différents des tissus normaux.

D'autre part, il peut arriver même que les initiales en fuseau destinées normalement à produire des éléments vasculaires allongés donnent naissance par des divisions anormales à de petites cellules isodiamétriques, d'une taille voisine de celle des initiales médullaires, petites cellules qui sont, d'ailleurs, capables dans la suite d'engendrer des éléments vasculaires allongés (Bailey).

Plus simplement encore, il suffit que soit modifiée l'orientation des plans de clivage habituel des initiales qui se divisent pour que le cambium, prenant lui-même une forme anormale, engendre des tissus tuméfiés très différents anatomiquement des tissus sains dont ils occupent la place ; suivant l'étendue et la répartition de l'aire cambiale qui s'hyperplasia, l'une des formes suivantes de tumeur est réalisée :

1. Les tumeurs les plus simples sont celles qui, tirant leur origine d'un centre d'excitation situé dans la région O du

cambium, procèdent d'une prolifération cambiale exercée avec son maximum d'intensité en O et avec une intensité décroissante proportionnellement à leur distance du point O dans les régions cambiales voisines. Ceci, en admettant que les régions cambiales avaient toutes, originairement et antérieurement à l'excitation exercée en O, la même valeur, la même faculté d'histogenèse.

2. En fait, et pour des raisons qui nous échappent, le développement des tumeurs peut se localiser au début à une aire cambiale extrêmement réduite, produisant, sur sa face interne, une colonne ligneuse dont la tête s'élargit généralement plus



Fig. 62. — Représentation schématique des déformations de l'assise cambiale au niveau des divers types de tumeurs.

ou moins irrégulièrement en chapeau, tandis que la base se pédicularise. La zone cambiale appuyée sur le noyau ligneux qu'elle a engendré en forme de champignon se reploie comme un sac pour l'envelopper.

3. Chacune des parois de ce sac cambial, d'ailleurs, au lieu de demeurer lisse, peut se plisser pour former une série de circonvolutions et produire la structure que l'on observe dans les tumeurs pédiculées de *Picea excelsa*, *Pinus maritima* et *Halepensis*.

Ces trois dispositions sont schématisées par la figure 62, montrant en perspective des tumeurs supposées réduites à leur assise cambiale vidée du bois et dépouillée des tissus extérieurs libériens et corticaux, puis coupées verticalement et horizontalement par le plan radial axial et par le plan de la section droite médiane.

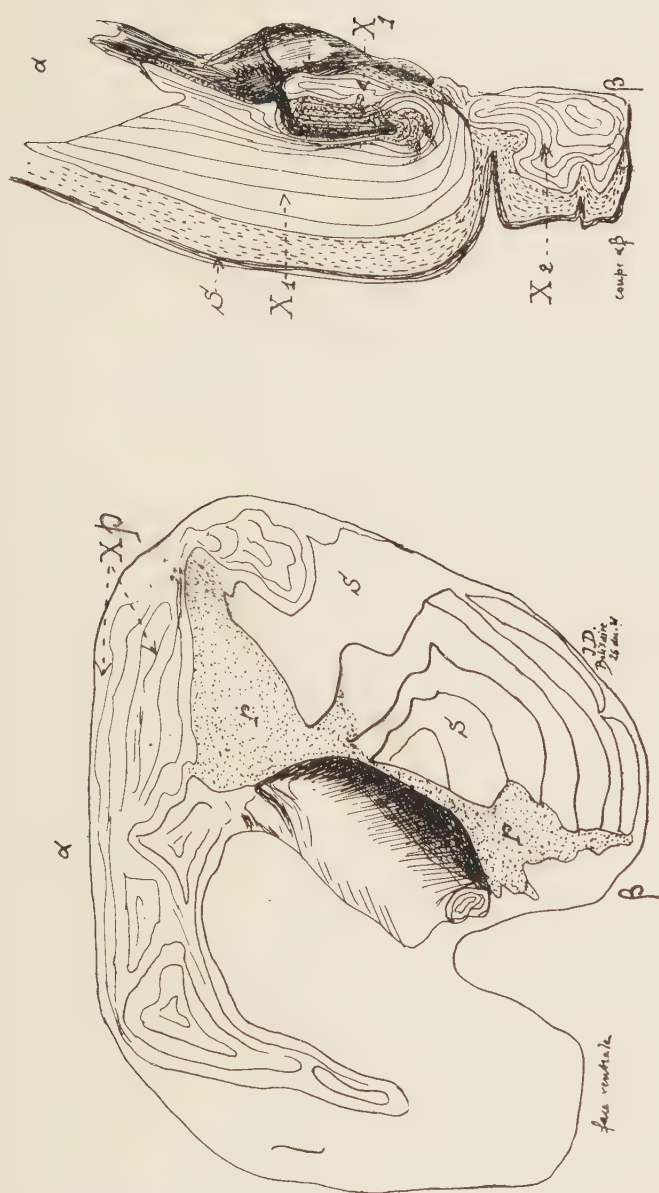


Fig. 63. — Tumeur pédicellée de *Pinus maritima*, représentée à gauche par sa face appliquée contre le tronc, à droite selon la coupe longitudinale radiale α ; r , nécrose résineuse; X_1 , X_2 , bois de la tumeur, invaginé dans l'assise cambiale qui le recouvre; X_p , pédoncule ligneux reliant le bois de la tumeur au bois du tronc; S , formations subéreuses.

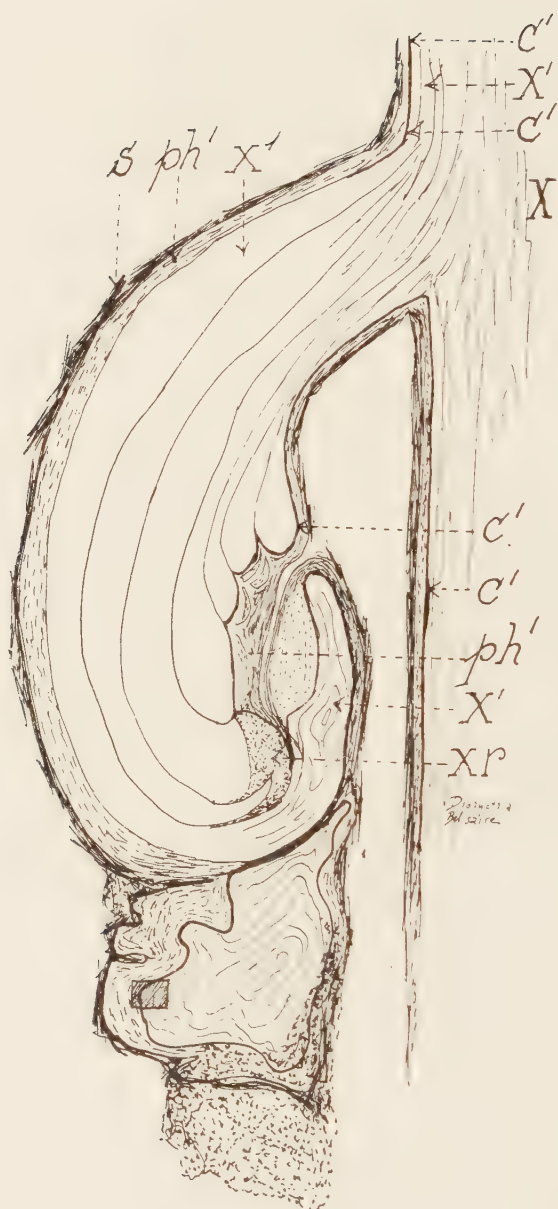


Fig. 64. — Schéma de la déformation de l'assise cambiale c_1 autour du bois x^1 d'une tumeur pédicellée de *Pinus maritima* (coupe longitudinale radiale), x , bois normal du tronc ; ph^1 , phelloderme.

La figure de gauche représente l'assise cambiale repoussée régulièrement par une hyperplasie régulière ayant son maximum d'intensité au niveau de la section des deux plans.

La figure du milieu représente une assise cambiale repous-



Fig. 65. — Détail de la région cambiale correspondant au rectangle hachuré de la figure 64, montrant le bois *x* formé d'éléments irréguliers à ponctuations aréolées.

sée et repliée en champignon sur un pédicelle ligneux qu'elle enveloppe comme un sac.

Enfin, la figure de droite représente la disposition précédente compliquée d'un plissage de l'assise cambiale, telle

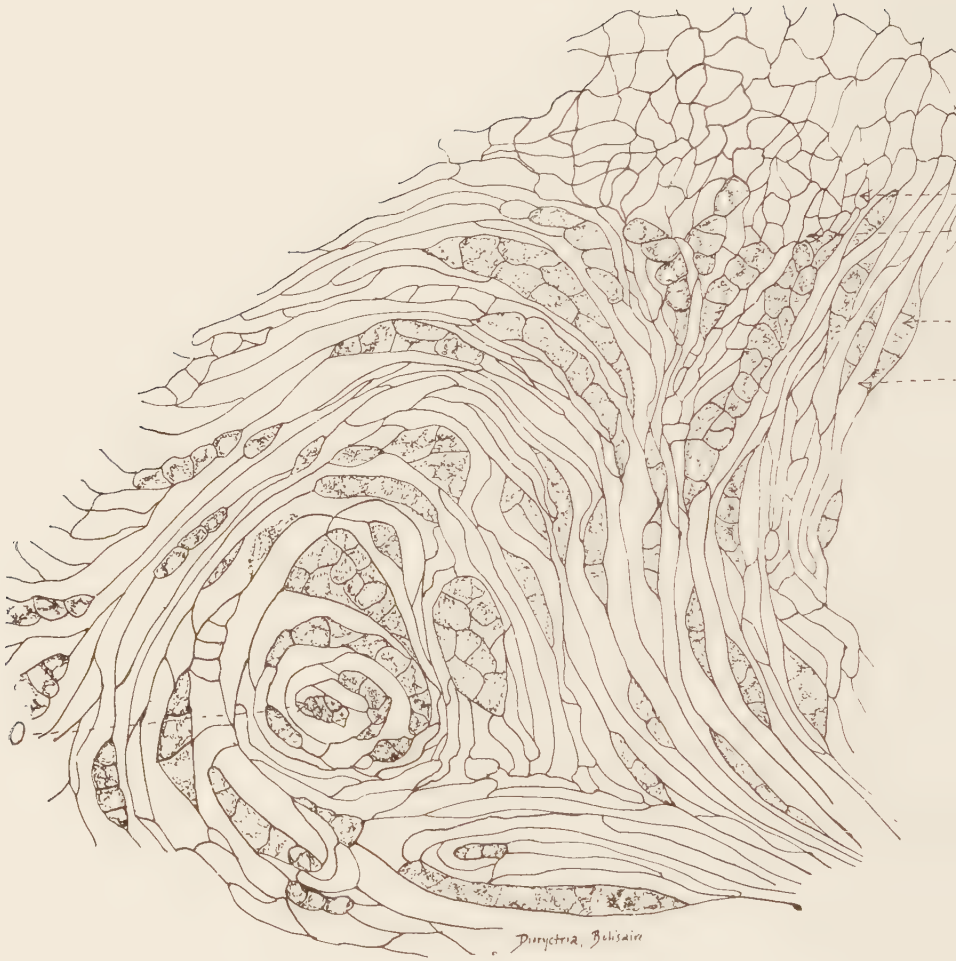


Fig. 66. — Détail de la région cambiale de tumeur pédicellée de *P. maritima* montrant, au dessous de l'assise cambiale *c*, les fibres *f* et les rayons médullaires *RM* enroulés en nodules ligneux autour de pôles parenchymateux tels que *O*.

qu'elle existe en fait dans les tumeurs du pin d'Alep, dans celles du *Picea excelsa* et telle qu'elle a été reconnue par Sorauer et par Kisra exister dans les fausses blastomanies de *Pinus malus Sinensis* et de *Ribes nigrum*.

Une coupe transversale pratiquée selon le plan passant par *xy* montrerait une apparence polystélisque, puisque divers axes ligneux s'y trouveraient entourés chacun d'une assise cambiale, de liber, puis de parenchyme cortical. L'analyse des tumeurs, telle que nous venons de la faire, montre qu'il s'agit alors d'une fausse polystélie.

§ 3. — Les divisions cellulaires néoplasiques.

Nous avons signalé que les tissus d'une tumeur sont le produit de la prolifération excessive d'une assise génératrice restée en place et continue, ou des îlots méristématiques qui s'en sont détachés.

Les tuméfactions les plus simples sont engendrées par la simple exagération du fonctionnement local de l'assise cambiale et de l'assise subéro-phellodermique; dans le cas d'excitation plus violente détruisant certaine plage cambiale ou phellogénique, les assises génératrices se fragmentent. Enfin, lorsque les processus de nécrose se généralisent, et que divers tissus n'ont plus qu'une existence transitoire, les assises génératrices peuvent perdre tous leurs caractères habituels et les cloisonnements cellulaires se faire en désordre.

On peut reconnaître alors dans les tissus réactionnels, soit l'existence de pôles de cloisonnement analogues à ceux qui, dans les méristèmes normaux, font apparaître les îlots de protoxylème ou de liber précurseur, soit la formation aberrante d'assises génératrices au sein des parenchymes corticaux ou médullaires.

4. — Cellules initiales.

Les pôles de cloisonnement à partir desquels se forment des îlots néoplasiques sont figurés par des cellules isolées ayant



Fig. 67. — Raccord du bois caulinaire normal de *Pinus Khasya* avec le bois de tumeur (coupe longitudinale tangentielle).

la valeur de cellules initiales et, comme telles, capables de se cloisonner activement. Chacune de ces cellules initiales peut d'ailleurs engendrer à la fois du parenchyme et du bois.

Assises génératrices. — La faculté de se cloisonner activement apparaissant dans des cellules parenchymateuses

sous l'action d'une certaine excitation optima, on peut prévoir qu'à distance convenable d'un centre d'excitation, des

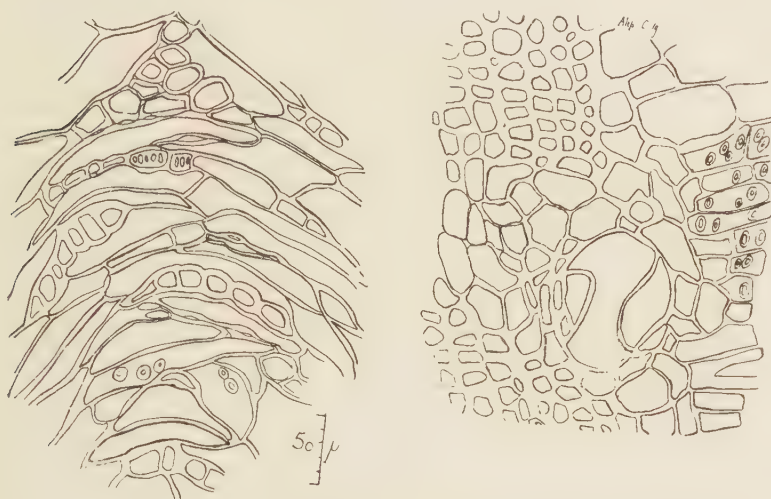


Fig. 68. — Raccord du bois caulinaire normal de *Pinus Halepensis* avec le bois de tumeur (à gauche, coupe transversale ; à droite, coupe longitudinale).

cellules entreront dans une phase d'active division et que ces cellules s'orienteront en une assise analogue à une assise génératrice.

C'est ce que nous observons dans diverses tumeurs.

CHAPITRE II

LE BOIS DES TUMEURS

§ 1. — Les caractères du bois sain.

Le bois sain de la tige de chaque espèce de conifère se reconnaît à un certain nombre de caractères cytologiques, histologiques et anatomiques. Aucun de ces caractères ne possède, d'ailleurs, une constance absolue et, en dehors même de tout fait pathologique, des variations s'observent autour du caractère spécifique moyen.

Un fait pathologique ressenti par le cambium provoque, dans les caractères du bois formé, des modifications dépassant, non seulement le cadre des variations spécifiques, mais même celui des variations génériques.

§ 2. — Ornaments spiralés des membranes des trachéides des pinées.

Les ornaments spiralés constitués par des épaissements tertiaires des membranes (et, par conséquent, parfaitement distincts des striations spiralées des membranes secondaires de ces trachéides) ont été décrits par divers auteurs européens et par Bailey, dans le bois d'automne des *Picea*.

Leur développement constant pendant les dix premières années de la croissance des tiges devient, plus tard, sporadique.

Leur développement s'exagère à la suite des traumatismes.

Très réduit, en général, chez les pins, le développement des ornaments spiralés des trachéides est très variable dans les diverses espèces, et peut-être même chez les divers individus.

Les ornaments spiralés des trachéides apparaissant dans

les premières années du développement chez les organes jeunes et dans les régions traumatisées chez les organes âgés,

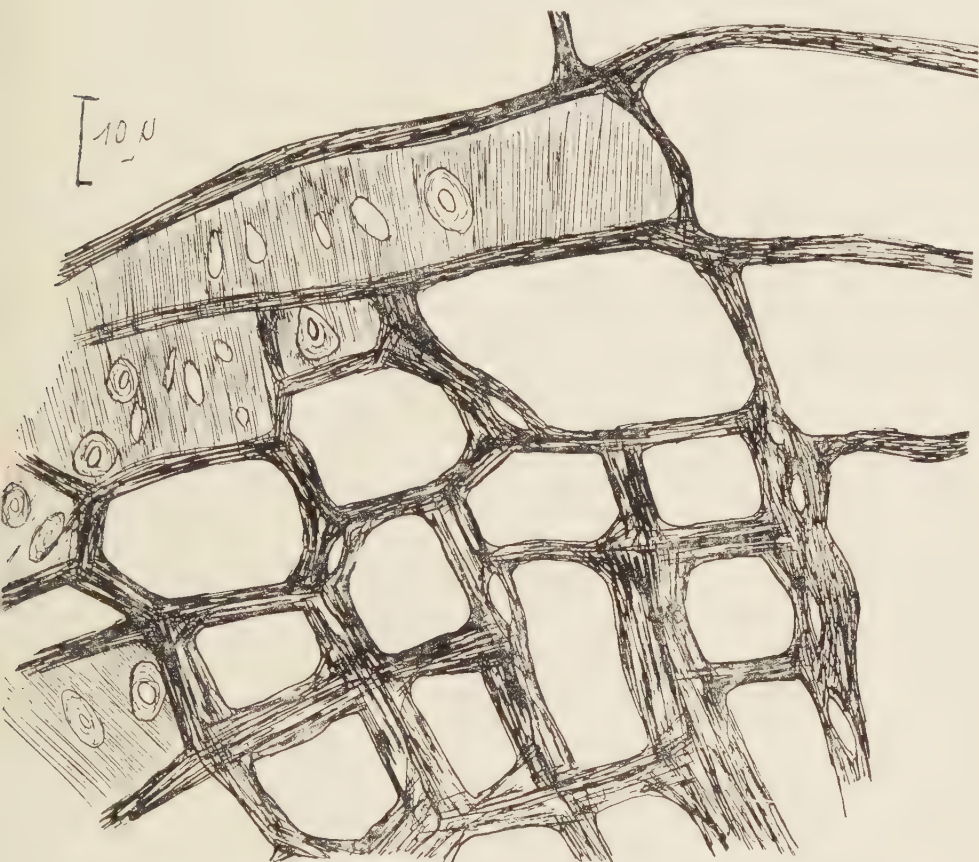


Fig. 69. — Passage des ponctuations aréolées aux ponctuations simples dans le bois de tumeur de *Sequoia sempervirens*.

dans une tumeur expérimentale de *Picea*, on pourrait admettre qu'ils représentent un caractère primitif.

Cependant, ils n'existent pas toujours dans le premier ou le deuxième anneau caulinaire et ils manquent dans l'axe du cône.

Leur existence ne peut être une preuve de parenté des pinées qui les possèdent avec les taxacées (1).

§ 3. — La structure normale du bois des pinées.

La famille des abiétinées peut être divisée en deux sous-familles, celle des *pinées* et celle des *abiétinées* et, pour n'invoquer que les caractères tirés de la structure du bois, nous pourrions dire que les pinées sont caractérisées par la présence de canaux résinifères dans le bois, tandis que les abiétinées ne possèdent pas de canaux résinifères dans le bois caulinair (sauf dans les premiers anneaux ligneux des tiges vigoureuses de certains *Abies* à croissance très rapide).

Dans les deux sous-familles, des canaux résinifères peuvent prendre naissance par suite d'actions traumatiques ou parasitaires et s'observer en particulier au niveau des tumeurs.

Ces canaux d'origine pathologique se reconnaissent facilement ; ils sont groupés en grand nombre selon des rangées tangentielles et s'anastomosent tangentiellement entre eux. Ils sont bordés de cellules épithéliales à membranes ponctuées.

Les pinées comprennent les genres *Pinus*, *Picea*, *Larix* et *Pseudotsuga*, qui peuvent être distingués par la structure anatomique du bois.

§ 4. — Le bois des pins.

Le bois des pins est caractérisé par la présence de nombreux canaux résinifères, bordés d'un épithélium à membranes minces.

Les pins possèdent les uns un bois dur, les autres un bois tendre.

Les pins à bois dur montrent dans les rayons médullaires des trachéides dentés ou réticulés. Les trachéides qui se

(1) On trouve, en effet, des épaississements spiralés des vaisseaux chez des familles très éloignées, chez les bétulacées et les liliacées, par exemple, parmi les dicotylédones.

forment à la fin de la croissance annuelle n'ont pas de ponctuations sur leur face tangentielle.

Chez les pins à bois tendre, on admet au contraire la présence, dans les rayons médullaires, de trachéides marginaux ou axiaux à membrane dépourvue d'ornements lignifiés.

Le genre *Pinus*, au moins pour la majorité des espèces, se distingue des genres voisins par la très grande taille et l'aspect polygonal des ponctuations qui ornent la paroi latérale des cellules parenchymateuses des rayons médullaires.

Elles se distinguent donc facilement des petites ponctuations arrondies des *Picea*, des *Larix*, des *Pseudotsuga*, sauf chez les pins pignons et quelques pins à bois dur qui montrent des ponctuations de taille réduite.

§ 5. — Le bois d'épicéa.

Dans le bois d'épicéa, les canaux résinifères sont bordés de cellules épithéliales à membranes épaisses.

Les trachéides formés durant l'automne sont ornés de ponctuations sur leurs parois tangentielles.

Les ponctuations des faces latérales des cellules des rayons médullaires sont petites et arrondies.

Le parenchyme ligneux se forme normalement, mais de façon sporadique, à la face externe du bois d'automne.

§ 6. — Variations quantitatives du bois au niveau des tumeurs.

La tumeur se définissant comme une masse de tissus plus volumineuse que celle des tissus sains qu'elle remplace, nous devons figurer comparativement les tissus des tumeurs et les tissus sains homologues voisins.

Des coupes transversales d'un tronc, immédiatement au-dessous d'une tumeur, et les coupes transversales de la tumeur, ont été dessinées à la chambre claire à la même échelle.

Nous désignons par *n* la zone d'accroissement du bois

pendant l'année en cours, par $n - 1$, $n - 2$, les zones d'accroissement annuel pendant les années précédentes.

Pour l'épicéa, les coupes transversales montrent que certaines parties de la tumeur sont formées de bois sain (qualitativement semblable au bois sain), mais plus épais que le bois correspondant du tronc au-dessous de la tumeur.

Au niveau de la tumeur, sur les faces latérales et surtout sur sa face ventrale, l'hyperplasie des tissus ligneux se complique d'hypertrophie des éléments indifférenciés du bois, pour épaissir la couche annuelle d'accroissement (fig. 26-30).

CHAPITRE III

LE PARENCHYME LIGNEUX

Les caractères anatomiques du bois sont déterminés surtout par la répartition des tissus qui restent parenchymateux au milieu de la masse lignifiée, ces tissus pouvant être étudiés soit comme formant les *rayons médullaires*, soit comme formant les *canaux résinifères*.

§ 1. — Les rayons médullaires normaux.

Les rayons médullaires se caractérisent dans chaque espèce par leur épaisseur (c'est-à-dire par le nombre d'assises de cellules juxtaposées dans le sens transversal) et par leur hauteur (c'est-à-dire par le nombre des cellules coupées par une coupe longitudinale).

Ils sont caractérisés encore par les caractères des trachéides spéciaux qui peuvent les accompagner et que les botanistes américains appellent *ray tracheids* (1).

Les rayons médullaires avec rangées marginales de « cellules trachéides » sont caractéristiques des pins et des épicéas.

Chez les cèdres, ces rangées marginales de cellules trachéides sont remplacées par du parenchyme à la limite des zones de croissance ; enfin elles font totalement défaut chez les *Abies*, où elles ne reparaissent que sous l'influence de traumatismes.

Le bois des représentants primitifs des gymnospermes était formé entièrement de trachéides et de parenchyme médullaire.

Ce n'est que chez les gymnospermes supérieurs que nous voyons se développer le parenchyme ligneux, d'abord à la

(1) Rays of cedrus (*Bot. Gaz.*, p. 395, mai 1915).

face externe du bois d'automne et, plus tard, dans toute l'épaisseur de l'anneau ligneux chez les plantes qui ont perdu ou qui perdent leurs canaux résinifères.

Chez les pinées, où les canaux résinifères existent normalement, le parenchyme n'apparaît qu'à la fin de l'accroissement ligneux annuel. Il est plus réduit dans les genres les plus anciens, les plus richement pourvus de canaux résinifères.

Par exemple, les pins, avec leur système très développé de canaux sécréteurs, ne montrent qu'une ébauche de développement de parenchyme ligneux : à la face externe du bois d'automne, les trachéides cloisonnés sont normalement très rares et le parenchyme est exceptionnel (1).

Chez les *Picea*, où les canaux se réduisent en nombre, le parenchyme ligneux devient constamment présent, et son développement acquiert une grande importance chez les *Larix* et les *Pseudotsuga*.

Chez les taxodinéés et les cupressinéés, les canaux résinifères disparaissent presque complètement : le parenchyme ligneux se développe dans toute l'épaisseur de l'anneau de croissance annuelle aussi bien qu'à sa face externe.

Les abiétinéés représentent entre ces deux extrêmes des formes de transition (2).

§ 2. — L'exagération du parenchyme ligneux au niveau des tumeurs.

Le premier signe visible qui apparaît à la suite d'une blessure, comme manifestation de l'activité vitale de l'arbre, c'est la formation du parenchyme de blessure. Ensuite, se

(1) BAILEY, Structure of wood in pineæ (*Bot. Gazette*, July 1909).

(2) Jeffrey suppose que, par suite de la réduction du système foliaire chez les abiétinéés et les cupressinéés, le système des canaux résinifères anastomosés avec leur ample provision de résine capable de recouvrir les plaies devint un trop grand encombrement et qu'un système de cellules résinifères s'y substitua graduellement.

forment les cellules lignifiées caractéristiques que les Allemands ont appelées tracheidal-parenchyme (1), dont les formes offrent toutes les transitions entre la cellule isodiamétrique et le trachéide normal, dont les ornements lignifiés offrent tous les degrés de complication, depuis le réticulum de la cellule lignifiée jusqu'aux ponctuations aréolées, associées en groupes compliqués.

La plupart des tumeurs, que leur cause soit ou non bacté-

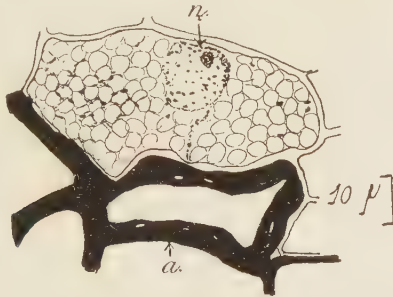


Fig. 70. — Ilots de cellules parenchymateuses dans le bois d'une tumeur de *Sequoia sempervirens* (coupe transversale). — 10 μ, cellule parenchymateuse; n, cellule lignifiée à membrane ponctuée; a, cellule lignifiée à ponctuations aréolées.

rienne, nous montreront donc ces divers stades de complication de l'incrustation ligneuse des membranes, de telle sorte que, quel que soit l'arbre parasité, nous retrouvons au niveau des réactions néoplasiques les mêmes aspects histologiques.

La comparaison des figures représentant une coupe au niveau d'un chancre de *Larix Europea* avec la figure 69 représentant une coupe de tumeur de *Sequoia sempervirens* illustre nettement le fait.

Le parenchyme de blessure remplaçant le bois dans une portion de l'anneau d'accroissement annuel des résineux a été étudié par divers auteurs dans les cas très divers où une

(1) NOTTBURG, Exper. Untersuchungen über die Entstehung der Hartzgaller (Zeitsch. Pflanzener, VII, 1907).

cause vient influencer directement ou indirectement la croissance cambiale.

Cette cause perturbatrice de la croissance cambiale peut être d'origine traumatique, physiologique, climatique ou parasitaire.

Parmi les facteurs météorologiques, la foudre, le froid

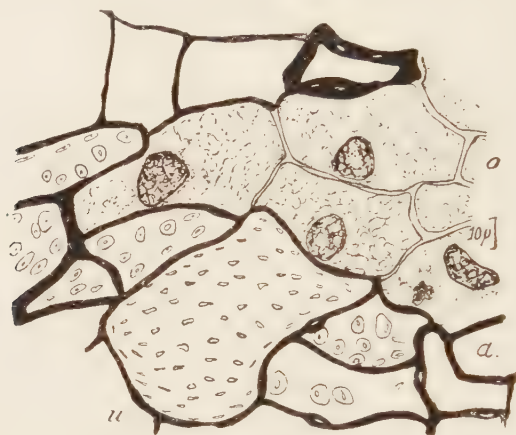


Fig. 71. — Détail d'une cellule du parenchyme ligneux (*Sequoia sempervirens*).
— u, noyau avec nucléole sidérophile coloré par l'hématoxyline ferrique ; amyloplastes bourrant la cellule ; a, coupe d'une fibre ligneuse voisine de la cellule parenchymateuse.

la sécheresse ont été reconnus capables de faire former du parenchyme pathologique par leur action sur les cellules cambiales.

L'hypertrophie et l'hyperplasie des cellules des rayons médullaires semblent être un phénomène très fréquent au niveau du parenchyme de blessure que forme le cambium dont le fonctionnement normal est troublé de quelque façon.

1° Les rayons médullaires formés normalement d'une seule file de cellules peuvent se dédoubler, prendre deux files de cellules, parfois trois ;

2° Les cellules hyperplasiées du rayon médullaire, au lieu de conserver leur plus grand axe orienté dans le sens radial,



Fig 72. — A gauche, détail de cellules du parenchyme ligneux (*S. sempervirens*), infectées par des bactéries B et entourées de cellules à punctuations aréolées P.

Fig. 73. — A droite, coupe transversale de tumeur de *S. sempervirens*, montrant l'une des assises génératrices cambiales C, avec le bois interne V, formant des îlots ligneux séparés par de larges zones de parenchyme, le liber L et des éléments ligneux dissociés extra-cambiaux.

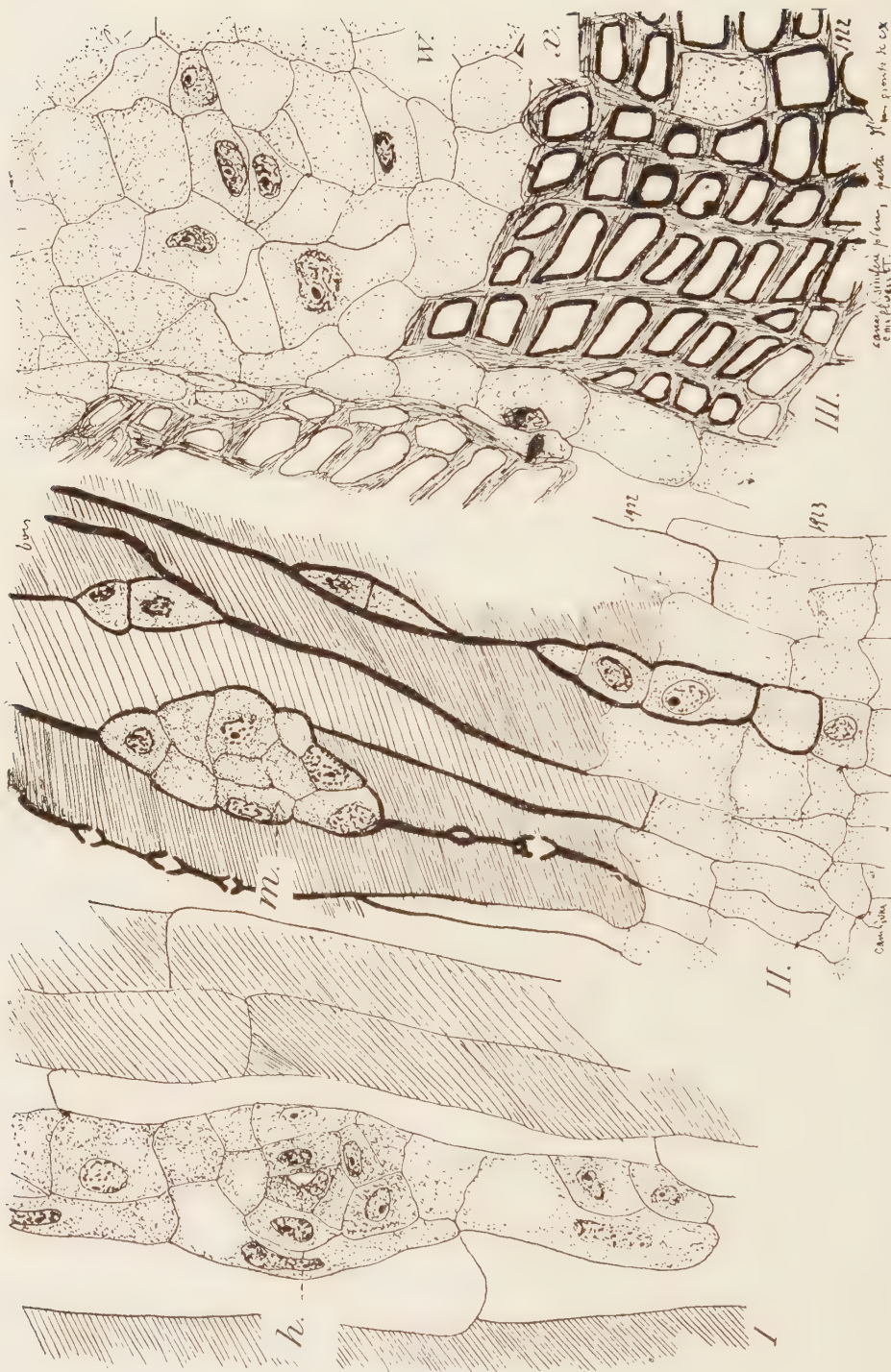


Fig. 74. — Tumeur de pin d'Alep. I, début de formation d'un canal résineux horizontal (*h*) dans un rayon médullaire (coupe longitudinale tangentielle du parenchyme entre deux nodules ligneux). II, rayons médullaires épais (*m*) et minces dans le bois (coupe

peuvent perdre leur position normale et s'obliquer. Le rayon médullaire semble alors se ramifier et envoyer des prolongements entre les cellules ou les fibres des tissus avoisinants.

L'expansion latérale du rayon médullaire est probablement due à une diminution de la pression des tissus.

Ces divers phénomènes jouent dans la tuméfaction un rôle généralement important.

S. RHOADS, The formation and pathological anatomy of frost rings in conifers injured by late frosts (*U. S. Dept. Agr. Bull.*, 1131, févr. 1923).

CHAPITRE IV

LE PARENCHYME SÉCRÉTEUR

Dans le bois, chez les résineux, le parenchyme forme deux groupes de tissus plus ou moins sécréteurs :

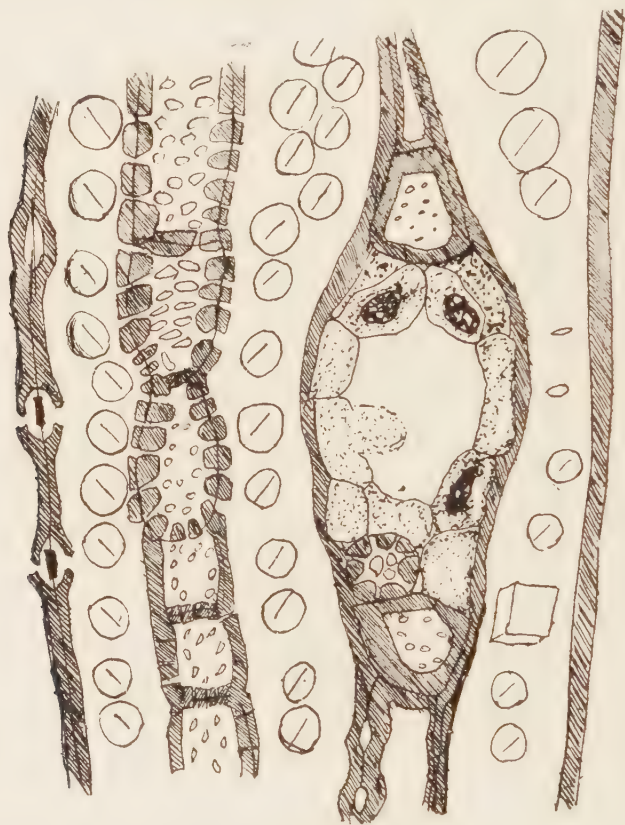


Fig. 75. — Canal résinifère horizontal du bois d'une tumeur pédicellée de *Picea excelsa*.

1^o Les cellules parenchymateuses, allongées perpendiculairement à l'axe de la tige, s'associent pour former les rayons

médullaires dont certains, épaissis en leur milieu et, par conséquent, fusiformes, hébergent un canal résinifère horizontal ;

2° Des cellules parenchymateuses, allongées parallèlement

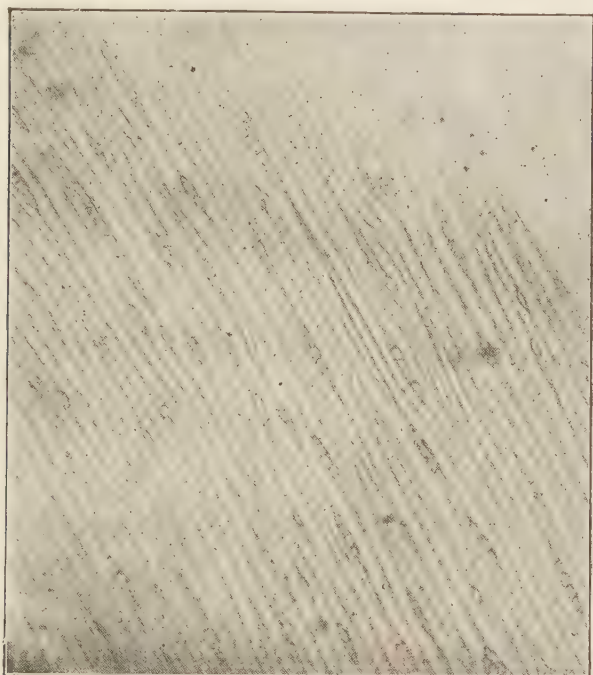


Fig. 76. — Coupe tangentielle du bois (parallèlement à l'assise cambiale) ; montrant la coupe du canal résinifère représenté par la figure 75.

l'axe du tronc, se groupent pour former les canaux résinifères verticaux.

Les cellules parenchymateuses restent vivantes pendant plusieurs années, théoriquement pendant le temps nécessaire au bois jeune, aubier, pour devenir bois de cœur.

Cette transformation d'aubier en bois de cœur ne s'effectue pas régulièrement au niveau des tumeurs, où les cellules parenchymateuses évoluent dans des sens divers.

§ 1. — Les canaux résinifères horizontaux.

Ces canaux acquièrent rarement une différenciation aussi nette que celle des canaux résinifères verticaux. Leur sort, au niveau des tumeurs, est lié à la prolifération des cellules parenchymateuses des rayons médullaires.

Une excitation convenable, telle que celle qui se peut observer à la marge de la tuméfaction, favorise la différenciation d'un canal résinifère au sein du rayon médullaire exagérément épaissi. Au contraire, l'excitation excessive qui provoque l'hyperplasie généralisée des tissus de la région centrale d'une tumeur fait disparaître toute ébauche de canal sécréteur.

§ 2. — Les canaux résinifères verticaux.

Les canaux résinifères verticaux constituent la partie la mieux étudiée du système sécréteur, et les particularités de leur distribution anatomique chez les diverses espèces avaient été, par certains auteurs, considérées comme des caractères spécifiques assez constants pour servir de base à une classification des gymnospermes. L'étude des canaux résinifères ayant été poursuivie surtout sur des coupes transversales, c'est leur répartition topographique telle qu'elle apparaît sur ces coupes qui a été le facteur le plus fréquemment invoqué.

§ 3. — Anatomie comparée du système sécréteur chez les résineux.

Les canaux résinifères forment, chez les *Pinus*, *Picea*, *Larix* et *Pseudotsuga*, un système anastomosé dans le bois secondaire et l'écorce de la racine ou de la tige ; ils s'observent déjà à la périphérie du bois primaire de la racine.

Chez *Abies*, *Pseudolarix*, *Cedrus* et *Tsuga*, les canaux manquent, en général, au bois secondaire de la tige et à celui

de la racine ; ils existent au centre du bois primaire de la racine.

Jeffrey a parfois trouvé des canaux dans le bois de l'axe des inflorescences femelles et dans le premier anneau d'accroissement annuel du bois des tiges vigoureuses ; leur apparition peut être provoquée dans le bois secondaire par des traumatismes.

La conclusion est que la présence de canaux dans le bois des abiétinées est un caractère ancestral, persistant dans les axes fertiles, les feuilles et les premiers anneaux de croissance annuelle, et pouvant réapparaître par réaction à des excitations capables de troubler le métabolisme.

Les *Pinus* et les genres voisins représenteraient alors les types primitifs dont pourraient dériver les autres, par disparition des canaux résinifères du bois secondaire.

De même, les *Taxodinæ* (*Sciadopitys*, *Sequoia*, *Taxodium*...) et les *Cupressinæ*, où les canaux résinifères ne s'observent plus dans le bois secondaire qu'à la suite de traumatisme, dériveraient des *Abietinæ*.

Les *Sequoia* par exemple, et, en particulier, les *Sequoia sempervirens*, ne montrèrent à Jeffrey de canaux que dans le bois des tiges ou des racines blessées, et Jeffrey en conclut que la présence de canaux résinifères est, pour les *Sequoia*, un caractère ancestral témoignant de leur parenté avec les *Abietinæ*.

L'étude des canaux résinifères conduit Penhallow à une conclusion opposée : des cellules résinifères existeraient chez les conifères primitifs ; ces cellules se dissocient, se dispersent, puis se regroupent, formant d'abord des îlots sécréteurs tels qu'on les observe dans les *Abies*, les *Tsuga*, les *Sequoia*.

Les canaux continus des *Larix*, *Pseudotsuga* et *Picea* témoignent de leur dérivation des amas sécréteurs par la présence des constriction des parois, tandis que, chez les pins, les parois ne montrent plus d'étranglements et sont tapissées d'un épithélium.

Les modifications du système sécréteur que nous avons pu constater au niveau des tumeurs s'expliquent mieux selon la théorie de Penhallow que selon celle de Jeffrey.

Penhallow en déduit que les *Abietinæ* sont les conifères les plus modernes, et le genre *Pinus* le genre le plus spécialisé.

Ce qui importe dans le système sécréteur, c'est beaucoup moins la lumière du canal que les cellules sécrétrices qui l'entourent ; cependant, le fait, pour ces cellules sécrétrices, de se disposer en cercle autour d'une lacune qu'elles ont ménagée entre une portion de chacune de leurs membranes, leur confère le caractère spécial de cellules épithéliales. La présence ou l'absence de canal creux dans le massif sécréteur est donc un caractère important. Quoique tous les intermédiaires puissent être observés entre le canal normal à lumière bien développée et le canal plein, ayant la valeur d'un îlot sécréteur, il ne paraît pas légitime d'attribuer aux deux formations la même signification. Il faut donc étudier successivement dans les tumeurs les modifications de la répartition anatomique des canaux et les modifications de leur structure anatomique.

§ 4. — Répartition des canaux résinifères dans les tumeurs.

De façon générale, toute excitation modérée, susceptible d'exagérer l'activité métabolique des tissus, détermine une augmentation de l'importance de la sécrétion et, par conséquent, une augmentation de l'importance histologique du système sécréteur.

Chez les résineux, cette exagération de développement de l'appareil sécréteur se manifeste *quantitativement* par l'augmentation du nombre des canaux dans les tissus qui en sont normalement pourvus ou même par leur apparition chez les tissus qui normalement n'en possèdent pas ; *qualitativement*, par l'exagération de l'importance de chaque canal, dont la lumière s'entoure d'un nombre excessif

de cellules parenchymateuses fonctionnelles ; chacune de ces cellules, ou du moins beaucoup d'entre elles, peuvent enfin acquérir une taille excessive, le plus souvent, d'ailleurs, aux dépens de la lumière même du canal. Il en résulte que le canal résinifère qu'entourent des cellules sécrétrices hyperplasiées et hypertrophiées devient facilement un « canal plein » et que souvent, en fait, au niveau des réactions néoplasiques des tumeurs, nous ne trouvons dans le bois plus de canaux résinifères dignes de ce nom, mais seulement des canaux pleins, c'est-à-dire des îlots de parenchyme sécréteur hyperplasié et hypertrophié.

Et dans les tissus néoplasiques même, où le bois se réduit à quelques îlots noyés dans un parenchyme plus ou moins différencié, c'est l'ensemble de ce parenchyme, évidemment sécréteur, qui représente le système résinifère de la réaction pathologique.

Ainsi donc, au voisinage de la tumeur, dans les tissus faiblement affectés, nous constatons une multiplication du nombre des canaux ; au sein même de la tumeur, nous pouvons voir disparaître complètement ces canaux.

Toutes les transitions s'observent entre ces deux termes extrêmes de modification du système sécrétoire : le premier, simple augmentation du nombre des canaux sans modification de leur allure normale, et le dernier, substitution à des canaux localisés, bordés d'une seule assise épithéliale, d'un tissu sécréteur généralisé noyant quelques éléments histologiquement différenciés.

Ces formes de transition ont été figurées pour un certain nombre de cas ; nous les classerons ainsi :

1° Simple augmentation du nombre des canaux, par apparition de canaux surnuméraires schizogènes ;

2° Multiplication hyperplasique du nombre des cellules épithéliales autour de chaque canal ;

3° Comblement plus ou moins complet de la lumière du canal par l'hypertrophie des cellules épithéliales ;

4° La prolifération excessive des cellules parenchymateuses

ne permet jamais à la lumière du canal de se creuser par voie schizogène. Le canal est remplacé par un îlot sécréteur plein.

§ 5. La signification des canaux résinifères surnuméraires.

Toute cause troublant la nutrition cambiale peut provoquer la formation de canaux résinifères surnuméraires, surajoutés aux canaux qui devaient exister dans le tissu normal ou apparaissant là où, normalement, il n'en existerait pas.

La cause de leur formation peut donc dépendre simplement de conditions anormales de la nutrition troublant le métabolisme, de traumatismes, de galeries larvaires, ou, enfin, d'infections parasitaires, par des bactéries, des champignons ou des phanérogames parasites.

Rhoads a vu, sous l'influence de ces divers facteurs, des canaux pathologiques apparaître chez toutes les espèces qu'il a étudiées, de tous les genres d'abiétinées, ainsi que chez les *Sequoia*. Leur apparition chez les conifères est comparable à celle des formations analogues observées dans beaucoup de bois de dicotylédones (1).

Les canaux résinifères obtenus à la suite de blessures sont les plus aisés à étudier expérimentalement, et leur production permet la pratique industrielle du gemmage.

Quand du bois jeune se forme après une blessure, des canaux résinifères plus nombreux qu'à la normale se différencient de bonne heure dans l'anneau d'accroissement.

§ 6. — Augmentation du nombre des canaux résinifères dans le bois des tumeurs.

Dans les bois où existent normalement des canaux résinifères, le nombre de ceux-ci augmente en général au niveau des tumeurs. La section de l'organe affecté par la tuméfac-

(1) RHOADS, Phythopathology, vol. 22, p. 34, janv. 1922.

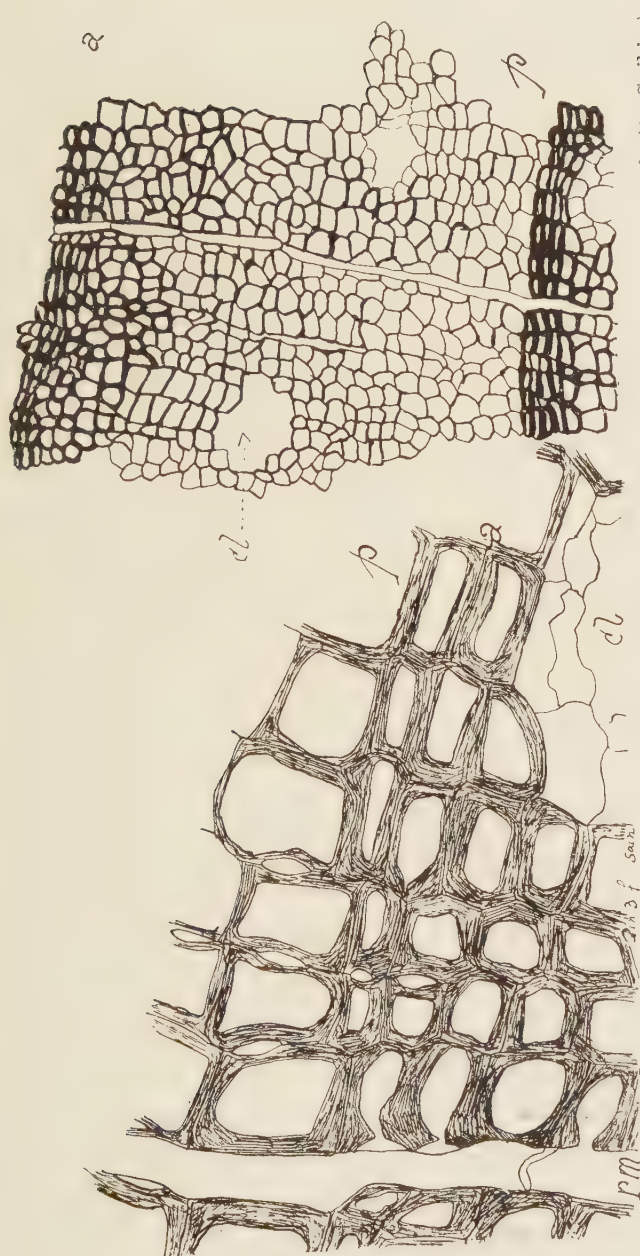


Fig. 77. — Bois normal de *Pinus Khasya* (échantillon envoyé du Langbian, par M. l'inspecteur des forêts Guibier).
Coupe transversale montrant, à droite, la répartition des canaux (*cl*) dans un anneau ligneux ; à gauche, le détail
d'une partie d'un canal.

tion étant supérieure à la section de l'organe normal, on comprendrait que le nombre des canaux, compté pour l'ensemble de la section, soit plus grand au niveau de la tumeur qu'au niveau de l'organe sain correspondant. Mais, même si nous considérons des surfaces égales de tissus tuméfiés et de tissus sains correspondants, nous trouvons dans les premiers un plus grand nombre de canaux. Nous verrons, d'ailleurs, que cette abondance de canaux n'existe qu'autant que la structure normale du bois est à peu près conservée au sein de la tumeur. Dans la limite de cette restriction, on peut dire que les canaux sont d'autant plus abondants que l'hyperplasie est plus accusée. Ainsi, au niveau des tumeurs dissymétriques, la face ventrale, étant la plus développée, sera aussi la plus riche en canaux (fig. 5).

A côté de ce facteur de répartition, qui est un facteur quantitatif, déterminant le nombre des canaux résinifères par unité de surface de section transversale d'un tissu déterminé, il convient de tenir compte de facteurs qualitatifs et, en particulier, de l'épaisseur de chaque canal, déterminée par le nombre des cellules parenchymateuses qui l'entourent et par la section transversale de la lumière du canal et, enfin, de la longueur du canal (1).

§ 7. — Modification de la structure des canaux résinifères du bois des tumeurs.

Les canaux du bois sain de la plupart des résineux comportent une lumière centrale, bordée d'une assise épithéliale

(1) Chez le *Liquidambar styraciflua* (red gum), le bois ne contient normalement pas de canaux résinifères. Des blessures faites le 30 mai ont d'abord provoqué la formation d'un bois normal, puis, plus tard, se sont formés des canaux fonctionnels, et l'exsudation de la résine (*gum storax*) commença à être considérable (Miss E. GERRY). Ici, comme dans le cas des pins et dans celui des conifères étudiés pendant l'été par Tschirch, un temps de réaction assez long a séparé le traumatisme du moment de résinose maxima.

de cellules sécrétrices, appuyée sur des cellules lignifiées.

Au niveau des tumeurs, les cellules parenchymateuses associées aux canaux résinifères acquièrent beaucoup d'importance, soit autour du canal, soit à l'intérieur de sa lumière.

Les canaux résinifères pathologiques sont noyés, non plus dans le bois, mais dans des îlots parenchymateux.

L'histogenèse de ces canaux résinifères s'étudie sur les coupes (fig. 83) faites au moment où les assises cambiales fonctionnent encore pour former les cellules compagnes du canal.

On constate qu'autour des cellules bordières qui se sont déjà écartées pour réserver la lumière du canal, un certain nombre de cellules du bois ne se sont pas lignifiées, mais ont conservé protoplasme et noyau.

(Ce type de canal pathologique schizogène doit être distingué des canaux qui, primitivement inclus dans la masse ligneuse, s'agrandissent ultérieurement par la délignification des éléments lignifiés voisins et qui sont des canaux schizolysigènes.)

§ 8. — Confluence des canaux résinifères.

Les deux phénomènes concomitants, multiplication du nombre des canaux et élargissement du diamètre de chacun d'eux, compliqués encore de la prolifération des rayons médullaires affectés de résinose, aboutissent souvent à la confluence des canaux résinifères placés sur une même circonférence. Il se forme alors au sein de l'anneau ligneux des segments d'îlots parenchymateux où sont noyées les lumières de plusieurs canaux. Ces îlots, correspondant à ce que les technologistes américains ont étudié sous le nom de « pitch-pockets », sont des zones de faible résistance au niveau desquelles la tumeur peut se craqueler (fig. 78).



Fig. 78. — Canaux résinifères confluent dans le bois d'une tumeur pédicellée de *Pinus maritime*. La coupe longitudinale radiale de la tumeur coupe des éléments ligneux suivant leur grand axe, d'autres suivant leur petit axe : les canaux résinifères (R) sont coupés transversalement.

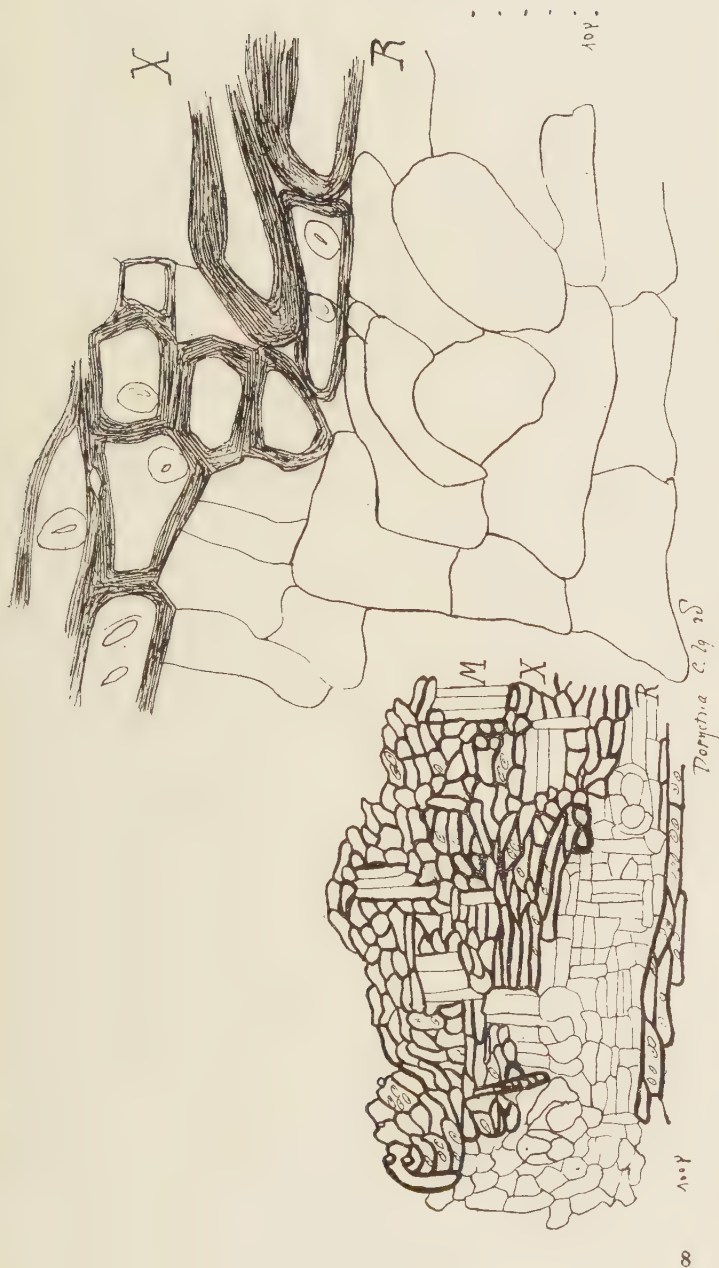


Fig. 79. — Coupe longitudinale radiale de tumeur pédicellée de *P. maritima* coupant transversalement un canal sécréteur R, en partie comblé par l'hyperplasie des cellules épithéliales.



Fig. 80. — Canal résinifère (*r*) avec cellules épithéliales hypertrophiées (*S*) dans le bois central d'une tumeur de *P. maritima* (coupe transversale).

§ 9. — Obturation du canal : pseudo-thylles.

L'hypertrophie des cellules épithéliales a souvent pour résultat de combler la lumière du canal plus ou moins complè-

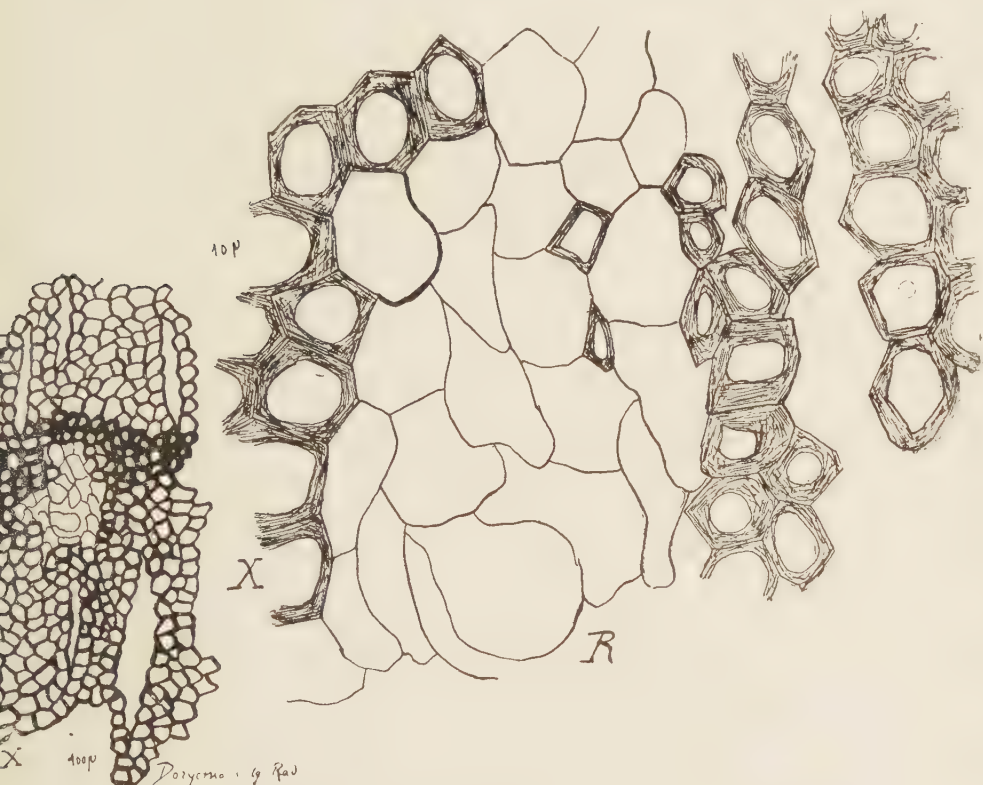


Fig. 81 — Coupe longitudinale radiale de tumeur de *P. maritima* montrant les massifs parenchymateux R qui remplacent au sein du bois X les canaux sécréteurs.

tement. Les coupes permettent, en général, de reconnaître la disposition primitive des cellules épithéliales dont les bourgeonnements, agissant comme des sortes de thyllies, ont envahi la lumière du canal.

Dans d'autres cas, c'est moins par hypertrophie des cellules

épithéliales que par le résultat de leur cloisonnement que se trouve comblée la lumière du canal, et il devient difficile de distinguer ces « canaux devenus pleins » des « canaux qui ne se sont jamais ouverts » et qui ne méritent plus le nom de « canaux » que par leur homologie avec les canaux dont ils occupent la place.

§ 10. — Substitution aux canaux sécréteurs des massifs de cellules parenchymateuses.

Souvent, l'examen de la section du bois des tumeurs ne permet pas de trouver de canaux sécréteurs. L'ensemble

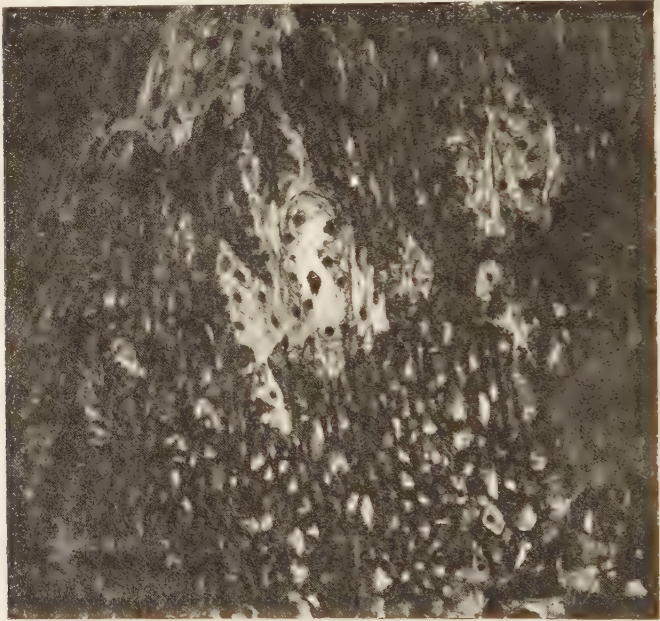


Fig. 82. — Canaux et massifs de parenchyme sécréteur dans le bois d'une tumeur expérimentale de *Picea excelsa*.

des coupes montre seulement des flots ligneux noyés dans un tissu parenchymateux où il est difficile de distinguer ce qui

doit représenter les rayons médullaires et ce qui doit représenter les massifs sécréteurs occupant la place des canaux résinifères.

En réalité, la distinction entre rayons médullaires et massifs



Fig. 83. — Canaux et massifs sécréteurs (*p*) dans le bois d'une tumeur de *Pinus Halepensis* (coupe transversale).

sécréteurs n'a plus, ici, ni signification physiologique, ni signification morphologique, puisque toutes les cellules parenchymateuses sont sécrétrices sans qu'aucune ne se différencie en cellule épithéliale et que la longueur relative des « canaux » par rapport aux rayons médullaires ne se retrouve plus.

CHAPITRE V

LA MOELLE DES TUMEURS

Les tumeurs étant essentiellement des affections des assises génératrices, assise cambiale surtout, et, à un moindre degré, assise subéro-phellodermique, les tissus de la moelle, isolés qu'ils sont en général (par l'épaisseur du bois) des zones réactionnelles actives, participent peu à la prolifération cellulaire.

Les tiges jeunes seules semblent d'ailleurs posséder dans leur moelle des cellules susceptibles de s'hypertrophier ou de s'hyperplasier ; dans des tiges de l'année, ou même dans des entre-nœuds âgés d'un an, il est cependant possible de provoquer des réactions médullaires, soit directement par des inoculations pénétrant jusqu'à l'axe médullaire, soit même indirectement par le seul retentissement des excitations périphériques.

Les excitations plus intenses ressenties par le parenchyme médullaire que pénètre directement l'inoculation ou que lèse le traumatisme, ne paraissent plus donner lieu à des réactions hyperplasiques de la part des cellules médullaires elles-mêmes.

La lésion qui, de l'extérieur, pénètre la moelle, ouvre fatalement, par son effraction à travers les tissus ligneux, une communication entre le parenchyme cambial et le parenchyme médullaire. Seul, alors, le parenchyme cambial semble prendre une part active et efficace à la prolifération et, par hyperplasie, semble bientôt noyer la moelle dans un parenchyme néoplasique.

*Réactions médullaires dans une tumeur expérimentale de *Picea excelsa** (inoculation B, effectuée en août 1919 dans un entre-nœud âgé d'un an). — Nous avons piqué dans le

parenchyme cortical d'un entre-nœud âgé d'un an d'un rameau de *Picea excelsa* une aiguille préalablement infectée par piqûre dans le tissu cambial d'une tumeur chancreuse de *Picea excelsa*. Le cambium et le phelloderme ont manifesté la série des réactions caractéristiques des tumeurs chancreuses ; au niveau de l'inoculation, la moelle a manifesté d'intéressantes réactions hyperplasiques, et il s'est formé au sein du parenchyme médullaire une *assise génératrice*, dont le fonctionnement a engendré, de part et d'autre, un massif confus de cellules parenchymateuses indifférenciées.

Ce tissu hyperplasique s'était entouré d'une sorte de capsule résultant de la lignification des cellules médullaires marginales.

QUATRIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE

CHAPITRE PREMIER

LES CELLULES EMBRYONNAIRES

Au niveau des tumeurs, on devra considérer :

- 1^o Une succession chronologique des différents tissus au cours de l'évolution de la tumeur, dans une de ses régions ;
- 2^o Une succession topographique des tissus à considérer à un moment donné de l'évolution de la tumeur, en des régions de plus en plus distantes du stimulus qui déclenche l'activité néoplasique.

Les coupes des tumeurs permettent, en général, de reconnaître l'existence de formations plus ou moins isodiamétriques. Chacune de ces formations comporte typiquement :

- 1^o Au centre, une région lacunaire au niveau de l'agent irritant ;
- 2^o Une région de cellules en voie de nécrose ;
- 3^o Un tissu correspondant à un tissu inflammatoire dont l'activité réactionnelle aboutit soit au gigantisme cellulaire, soit plutôt à l'hyperplasie.

Les cellules formées vers l'intérieur de la tumeur par l'assise réactionnelle sont plus ou moins rapidement envahies par la dégénérescence, puis par la nécrose, à mesure qu'elles se trouvent plus directement exposées à l'action de l'organisme pathogène.

La pérennité de la tumeur dépendra donc de la rapidité

avec laquelle l'assise réactionnelle formera de nouveaux tissus pour remplacer ceux qui sont détruits, qui sont chancreux.

D'ailleurs, cette phase la plus grave de nécrose histologique aboutissant à la formation de lacunes chancreuses peut être remplacée par une phase de sclérose, de lignification, dans les tumeurs dues à l'activité d'un agent irritant discret n'exerçant d'action massive en aucun point localisé.

Ainsi s'explique la distinction des tumeurs chancreuses et des tumeurs pleines, qu'on peut appeler aussi tumeurs ligneuses et qui sont représentées anatomiquement par les sphéroblastes.

Les cordons de cellules embryonnaires dans les tumeurs. — C'est particulièrement dans les tumeurs de *Pinus Halepensis* et dans celles de *Pinus Cembra* que peuvent s'étudier les cordons tumoraux de cellules embryonnaires.

Sur les sections transversales des tumeurs, ces cordons apparaissent comme de petits amas formés d'assises cellulaires concentriques. Les cellules de la série axiale sont plus particulièrement chromatophiles : elles possèdent un protoplasme granuleux et des noyaux de grande taille. (Ces cellules se montreront plus tard envahies, puis lysées par le *Ps. pini*.)

Quoique le passage du tissu embryonnaire des cordons au tissu normal du parenchyme cortical puisse, dans certains cas, se faire graduellement, on observe souvent aussi une véritable infiltration des cordons embryonnaires au sein du parenchyme différencié (Petri, p. 16).

Cette infiltration ne doit pas, d'ailleurs, être comprise comme ayant la signification d'une migration active des cellules néoplasiques au sein d'un tissu déjà formé, mais elle représente vraisemblablement le résultat de deux évolutions concomitantes de groupes cellulaires voisins ; des éléments histologiques acquièrent une différenciation normale à côté d'éléments qui conservent les caractères embryonnaires, et, à la suite de la croissance générale des tissus de la tumeur, des portions de tissu embryonnaire pourront se trouver

infiltrées entre des assises de cellules parenchymateuses normales.

Des cellules embryonnaires. — Le caractère essentiel des tumeurs est de conserver dans leurs divers tissus des cellules à caractère embryonnaire.



Fig. 84. — Fonctionnement d'une assise de cellules réactionnelles, infectées par des bactéries B autour d'un flot de cellules nécrosées, au point d'inoculation d'une aiguille (coupe longitudinale de tumeur expérimentale de *Picea excelsa*).

Ces cellules peuvent être groupées et orientées en assises fonctionnant comme assise génératrice.

Elles peuvent être groupées en un cordon de tissu indifférencié.

Ou enfin elles peuvent être isolées, disséminées comme autant d'initiales potentielles.

En effet, ces cellules, qui conservent les caractères anatomiques de cellules méristématiques, en conservent également les caractères physiologiques et, en particulier, le pouvoir de croître et de se multiplier. Elles possèdent aussi une capacité plus ou moins grande d'élaboration, de sécrétion. Suivant les cas, ce sera l'une de leurs possibilités qui l'emportera, celle de proliférer, d'accumuler des réserves ou de sécréter, à moins qu'une dégénérescence précoce ne vienne les atteindre.

En général, et exception faite des balais de sorcière, la différenciation physiologique n'apparaîtra pas aussi grande dans les tissus dérivés de ces cellules embryonnaires détachées des assises génératrices des tumeurs, que dans les tissus dérivés des assises génératrices normales. En particulier, si la plupart des cellules y gardent le pouvoir de sécréter des oléo-résines, aucune cellule ne s'y spécialisera en cellule épithéliale sécrétrice autour d'un canal résinifère.

Caractères cytologiques des cellules embryonnaires. — Les caractères du noyau dans les cellules embryonnaires ont fait l'objet d'études nombreuses, et le rapport du volume du noyau au volume de la cellule (*Kernplasmarelationen*) a donné lieu à maintes discussions.

Mais, dans les tissus néoplasiques formés de cellules embryonnaires, le clivage du cytoplasme ne succède plus fatalement à la division du noyau et, par conséquent, la cellule ici n'est plus une unité aussi bien définie que dans les tissus normaux.

Dans ces conditions, c'est le tissu embryonnaire, avec sa masse nucléaire fragmentée, qu'il faut considérer, plutôt que chacune des cellules dont l'individualité peut d'ailleurs, parfois, se perdre dans un symplasme.

Or, les mesures montrent que le rapport de la masse nucléaire totale à la masse cytoplasmique est considérablement plus grand pour un îlot néoplasique que pour le tissu différencié qui l'entoure.

La différence s'accuse encore si l'on tient compte de ce

que le protoplasme des tissus néoplasiques est dense, tandis que celui des cellules différenciées est creusé de larges lacunes.

L'augmentation de la masse de substance nucléaire par rapport à la masse de substance de cytoplasme est bien manifeste dans l'îlot néoplasique observé dans une coupe



Fig. 85. — Îlot néoplasique dans une tumeur de *Picea excelsa*.

longitudinale des tissus réactionnels obtenus à la suite d'inoculation profonde de tige de *Picea excelsa* (fig. 85).

Au milieu de cellules vides ou fortement vacuolisées, la coloration au panchrome de Pappenheim met en évidence une masse cytoplasmique dense, colorable en rose dans son ensemble, incomplètement cloisonnée et renfermant un grand nombre de noyaux : les uns, cyanophiles et granuleux,

se sont colorés en bleu foncé ; les autres, acidophiles, se sont colorés en rose. Les noyaux roses, représentés par des hachures sur la figure 85, sont assez régulièrement associés par paires avec les noyaux bleus (représentés comme des masses granuleuses).

Ici, le volume de chacun des noyaux n'a pas augmenté ; ce qui est anormal, c'est leur groupement dans une masse cytoplasmique ayant la signification d'un symplasma, et c'est l'importance de leur masse totale par rapport à la masse de l'ilot de cytoplasme.

Variation de la relation nucléo-cytoplasmique. — Des mesures qu'il avait effectuées, Strasburger avait cru pouvoir conclure qu'il existe une relation définie entre le volume du cytoplasme et le volume du noyau d'une cellule. Les recherches expérimentales de Gérassimond avaient conduit à des résultats conformes aux vues de Strasburger.

Mais les récentes études de cytologie comparée ont montré que si, d'une façon générale, les grandes cellules ont des noyaux plus volumineux que les petites, le rapport nucléo-cytoplasmique n'en est pas moins susceptible de variations étendues, non seulement chez des organismes différents, mais même chez le même individu, au cours du développement ontogénique, et qu'il dépend même à un stade donné du développement des facteurs métaboliques.

Il est manifeste, en particulier, que le rapport du volume de la cellule au volume du noyau est bien différent chez les cellules des tissus physiologiquement très différenciés et chez les cellules indifférenciées ou embryonnaires.

Bailey a montré que, dans le cambium de conifères tels que *Pinus strobus*, les variations de dimensions et de volume du noyau, quoique assez étendues dans les cellules initiales de forme et de volume différents, sont loin de correspondre aux variations de volume cytoplasmique de ces diverses initiales, en sorte que si le rapport nucléo-cytoplasmique est 1/12 pour les initiales cambiales des rayons médullaires,

ce rapport peut tomber à $1/286$ pour les grandes cellules initiales des éléments vasculaires.

Prillieux (1890) avait été frappé de la grande taille du noyau dans les cellules réactionnelles des tumeurs de pin d'Alep : « Chaque lacune observée dans une tumeur déjà un peu développée est entourée d'une sorte d'auréole formée par de nombreuses cellules encore fort jeunes, remplies d'un plasma granuleux et contenant de très gros noyaux (1). »

La karyokinèse au niveau des tumeurs et dans les tissus normaux. — Dans le cambium, les figures karyokinétiques des initiales médullaires ressemblent à celles des cellules des méristèmes et des parenchymes.

Les figures sont très différentes dans les initiales vasculaires et dépendent naturellement de la forme de la cellule, de celle du noyau, ainsi que du plan de division cellulaire.

Bien entendu, le plan de division cellulaire principal est tangentiel et vertical (périclinal) ; mais il se fait également un certain nombre de divisions selon un plan obliquement transversal, et la figure de division correspondante du noyau tend à se disposer selon la diagonale de l'angle du plan radial et du plan horizontal ; les chromosomes se disposent souvent de telle manière que tous sont visibles simultanément dans le même plan.

La numération qui peut alors être faite des chromosomes montre que dans les grandes cellules comme dans les petites, leur nombre correspond approximativement au nombre $n = 12$ (Bailey) (et, par conséquent, au nombre $2n = 24$, indiqué par E. Marchal).

Bien que les divisions nucléaires amitotiques semblent pouvoir s'observer même normalement dans les cellules peu différenciées des pins (Bailey), il paraît bien que la karyokinèse reste la règle, aussi bien au niveau des tumeurs que dans les tissus normaux, et il ne paraît pas non plus que les

(1) PRILLIEUX, Les tumeurs à bacilles des branches de l'olivier et du pin d'Alep (*Ann. sc. agron.*, 1898).

chromosomes existent dans les cellules des tumeurs en nombre tétraploïdique, les numérations que nous avons pu faire dans les tumeurs de pin d'Alep correspondant au nombre haploïde de 12 déterminé par miss Ferguson après Strasburger et Blackmann pour divers pins.

Si donc le nombre des chromosomes reste invariable dans



Fig. 86. — Karyokinèses dans les tissus réactionnels de tumeur de *Pinus Halepensis*.

les divers noyaux, et quoique la taille même de chaque chromosome puisse varier dans une certaine mesure, il semble bien que ce soit surtout par une variation de la quantité de matière achromatique que diffèrent les noyaux d'inégal volume: d'une part, les réactions à la teinture des noyaux à l'état de repos montrent que la chromatine est beaucoup plus condensée dans les petits noyaux que dans les gros (dans les colorants chromatiques, Bailey a vu les petits noyaux des initiales médullaires du cambium se surcolorer bien avant que ne se colorent les gros noyaux des initiales vasculaires voisines).

Enfin, le volume des nucléoles est beaucoup plus considérable dans les gros noyaux que dans les petits.

Les nucléoles des noyaux. — Les nucléoles sont relativement très volumineux et très bien visibles dans les noyaux normaux des conifères.

La taille, la forme, le nombre des nucléoles sont d'ailleurs normalement très variables. Schwarz Zacharias et Bailey ont montré qu'au cours de la différenciation des tissus méristématiques, le volume des nucléoles (comme d'ailleurs celui du noyau) subit d'abord une augmentation, puis une diminution.

Les figures 22 et 86 montrent la taille généralement excessive qu'acquièrent les nucléoles dans les cellules des tumeurs.

Augmentation de la substance nucléaire dans les cellules des tumeurs. — Les cellules des tumeurs, qu'elles soient ou non hypertrophiées, possèdent souvent une masse nucléaire anormalement importante, soit qu'elle soit représentée par un noyau volumineux, soit qu'elle soit répartie entre plusieurs noyaux.

Ce fait n'est pas une conséquence directe de la tuméfaction, mais il est un exemple particulier du fait mis en évidence par Maige, que, dans les tissus richement pourvus en hydrate de carbone, des synthèses assimilatrices actives permettent la constitution des protéines nucléaires, augmentent la masse des divers constituants du noyau et accroissent son volume.

Les tumeurs étant des lieux d'accumulation de réserves hydrocarbonées, la masse nucléaire s'y exagère

Les cellules polynucléées. — La polynucléarité n'est pas, chez la cellule végétale, un fait d'une exceptionnelle rareté, mais c'est un fait pathologique (1).

Certaines cellules, d'après Erwin Smith, à un stade de leur évolution voisin de la sénilité, pourraient posséder plusieurs noyaux, pendant le temps normalement assez court qui

(1) BEER et ARBER, *Ann. Botany*, vol. XXIX, p. 597, 1915.

termine la période de la vie cellulaire. Les tissus réactionnels, et tout particulièrement les réactions inflammatoires des tumeurs ou des tissus hyperplasiés ou hypertrophiés, sont relativement riches en cellules polynucléées.

La polynucléarité que l'on peut observer au niveau des tumeurs semble liée à des modifications de nutrition analogues à celles que le professeur Molliard a pu réaliser directement par des cultures de plantes vertes en atmosphère confinée sur milieu organique. Chez des radis enfermés dans des tubes de verre depuis le début de la germination et cultivés sur un milieu contenant 5 p. 100 de glucose et 2 p. 100 d'asparagine, le professeur Molliard a vu apparaître dans l'écorce de nombreuses cellules à deux ou trois noyaux, telles qu'on en observe fréquemment dans les galles ou les tumeurs, qui semblent être aussi des réserves de substances azotées.

MAIGE, *C. R. Soc. biol.*, 87, n° 38, p. 1297, 11 déc. 1922.

MOLLIARD, Hypertrophie pathologique des cellules végét. (*Rev. Gén. Bot.*, V, 1917). — Modif. histol. prov. d. les tiges par l'act. des *Phytophthoras* (*C. R.*, vol. CXXIX, 189).

GUTTENBERG, *Anat. der Pilzgallen*. Leipzig, 1905.

MAIRE et TISON, N. rech. s. l. Plasmodiophoracées (*Ann. Myc.*, vol. IX, 1911).

KUSTER, *Gallen der Pflanzen*, 1911.

TREUB, *Heterodera javanica* d. l. rac. ¶ de la canne à sucre (*Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, vol. VI, 188).

MOLLIARD, H. radicolica (*Rev. Gen. Bot.*, vol. XII, 1900). — Culture de pl. vertes dans une atmosphère confinée en présence de mat. organ. (*Comptes rendus*, p. 389, 1905)

CINQUIÈME PARTIE

ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DES TUMEURS

Les cellules vivantes en général, les cellules végétales tout particulièrement, possèdent le pouvoir de sécrétion, c'est-à-dire le pouvoir de réaliser, aux dépens de certaines substances empruntées au milieu extérieur, la synthèse de nouvelles substances qu'elles peuvent, dans certaines conditions, restituer au milieu, par excrétion.

Certains produits d'élaboration ou de sécrétion sont des produits banaux qui sont analogues chez les plantes les plus différentes.

D'autres produits de sécrétion sont, au contraire, plus ou moins spécifiques et de composition définie par l'espèce végétale qui les fabrique ; telles sont, en particulier, les oléo-résines.

Mais, quel que soit le produit sécrété, le phénomène physiologique de la sécrétion semble presque toujours susceptible d'être exagéré par une excitation préalable convenable, exagérant les échanges métaboliques dans les cellules sécrétrices.

Par contre, il est inhibé par les excitations trop violentes et qui compromettent la vitalité des cellules ; il est naturellement supprimé par la mort des tissus.

L'application de cette loi physiologique aux différents cas de tumeurs des résineux peut expliquer l'exagération du développement du système résinifère au sein de certains tissus, son défaut de développement et son absence dans d'autres tissus.

Ici, comme partout, la fonction crée l'organe, et la loi physiologique permet de prévoir les faits histologiques.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDES MICROCHIMIQUES DES TUMEURS

La tumeur, dans son ensemble, a été souvent considérée comme ayant un métabolisme propre, différent du métabolisme normal des tissus sains voisins ou des tissus sains dont elle occupe la place.

Il est exact que la tumeur, dans son ensemble, peut souvent être considérée comme un organe qui accumule des réserves, et que la tuméfaction et la tubérisation sont deux processus comparables, souvent difficiles à distinguer, puisque, par une sorte de phénomène de convergence, ils font apparaître dans les tissus des structures analogues.

Cependant, physiologiquement, la tumeur entretient avec la tige qui la porte des relations qui rappellent celles du fruit avec le rameau fertile plutôt que celles du tubercule à la tige.

D'ailleurs, il faut remarquer que les tissus de réserve des tumeurs sont plutôt des annexes de la tumeur qu'une de ses parties actives, et, si l'on veut étudier le métabolisme des tumeurs, il faut y distinguer soigneusement, pour les étudier à part, les différentes régions histologiques que nous avons décrites.

L'étude macrochimique qui étudie en bloc toute la tumeur confond des tissus où se manifestent simultanément des réactions manifestement antagonistes, et ne peut donner qu'une résultante confuse.

L'étude microchimique doit précéder et, en tout cas, compléter l'étude chimique ou physico-chimique qui porte sur l'ensemble de la tumeur.

L'étude microchimique doit porter, d'une part, sur les modifications de la membrane cellulosique : lignification, subérification, dégénérescence pectique ou gommeuse... et sur les produits anaboliques et cataboliques de l'activité

cytoplasmique : chloroplastes et amyloplastcs, graisses, résines et tanins, oxalates...

§ 1. L'étude de la lignification a trouvé sa place dans la description anatomique du bois des tumeurs ; il ne paraît pas que des différences chimiques quelconques différencient



Fig. 87. — Tumeurs pédicellées de *Picea excelsa* ; en T. c., tumeur jeune qu'une coupe longitudinale montre formée de cellules du parenchyme cortical, hyperplasiées, très riches en chloroplastes (*chl*) ; en T. p., tumeur n'adhérant à la branche que par un très mince pédoncule ligneux.

généralement chez un même sujet le bois de la tumeur du bois normal.

Il faut cependant noter que la méthode Mangin au bichromate de benzidine qui colore en brun le bois sain de *Picea*

excelsa donne au bois cicatriciel des tumeurs expérimentales une coloration brun orangé nettement différente.

§ 2. — Étude du P^a des tumeurs.

Les considérations qui lient l'activité néoplasique des tumeurs à une plus grande richesse des sucs cellulaires en acides, c'est-à-dire à une diminution du P^a , ne sont évidemment valables que pour ceux des tissus qui sont en voie de prolifération active, pour ceux qui témoignent, à un moment donné, d'un caractère inflammatoire.

Or, ces tissus ne forment qu'une masse relativement très réduite au milieu de tissus relativement inertes de la tumeur, tissus où ne paraissent vraisemblablement pas exister les conditions d'acidité, le P^a , des tissus qui prolifèrent.

Les sucs cellulaires exprimés d'un fragment de tissu de tumeur comprendront, en même temps que le suc cellulaire des cellules en voie de prolifération, celui des cellules inertes voisines, et la mesure du P^a portera, par conséquent, sur un mélange de sucs certainement hétérogènes, provenant de cellules que l'examen microchimique montre différer profondément quant à leurs caractères biochimiques.

Les mesures du P^a effectuées comparativement pour les sucs cellulaires des parenchymes de tiges saines et de tumeurs de pin d'Alep et de *Sequoia sempervirens*, rendues difficiles d'ailleurs par la présence des oléo-résines, n'ont pas permis de mettre en évidence des différences capables d'expliquer la tuméfaction.

§ 3. — La dégénérescence graisseuse dans les tumeurs.

La graisse paraît normalement exister dans les cellules vivantes des tissus sains de résineux. L'étude de sa répartition y est rendue difficile par le fait que la plupart des colorants des graisses sont aussi des colorants des oléo-résines.

Le Sudan III par exemple, qui colore en rouge à la fois les graisses et les résines, ne peut être utilisé.

Pour colorer les graisses de façon à peu près élective dans les tissus des résineux, nous avons employé des vapeurs d'acide osmique et le mélange Nadi.

L'action des vapeurs d'acide osmique, poursuivie pendant trente secondes à deux ou trois minutes, met en évidence



Fig. 88. — Jeune bourgeon de *Pinus Halepensis*, fixé au Merkel et coloré à l'hématoxyline ferrique, montrant en F des amas de tannoïdes.

la présence de graisses à la fois dans les coupes de tissus sains et dans les coupes de tumeurs, mais, tandis que les premières apparaissent microscopiquement à peine teintées, les coupes de tumeurs apparaissent fortement noircies dans leur ensemble (*Pinus Halepensis*, *Larix europea*).

L'examen microscopique révèle dans les tissus sains quelques gouttelettes brunissables par l'acide osmique, disséminées dans les cellules parenchymateuses et même dans les cellules du bois.

Les cellules envahies par la dégénérescence graisseuse

sont surtout les cellules cyanophiles, celles dont le contenu est coloré en bleu par les méthodes panoptiques ou la méthode de Mann.

§ 4. — Les tanins dans les tumeurs.

La répartition des composés tanniques dans les tissus sains et dans les tumeurs s'étudie au moyen des réactifs classiques ; l'acide osmique les colore en noir, et ne permet pas de les distinguer nettement des graisses ; le bichromate



Fig. 89. — Coupe du bois d'une jeune tumeur de *Pinus Halepensis*, fixée au Merkel et colorée aux vapeurs d'acide osmique : T, masses de tannoides ; g, gouttelettes graisseuses et résineuses ; z, zooglées bactériennes.

de potasse, qui les colore électivement en brun, permet de constater que les tanins, qui existent normalement dans diverses cellules des tissus sains, s'accumulent de façon particulièrement abondante dans les cellules des tumeurs autour des foyers bactériens de pin d'Alep.

D'ailleurs, au niveau des tumeurs de pin d'Alep, chaque foyer bactérien se montre entouré de plusieurs assises de cellules emplies de substances brunies par l'acide osmique et

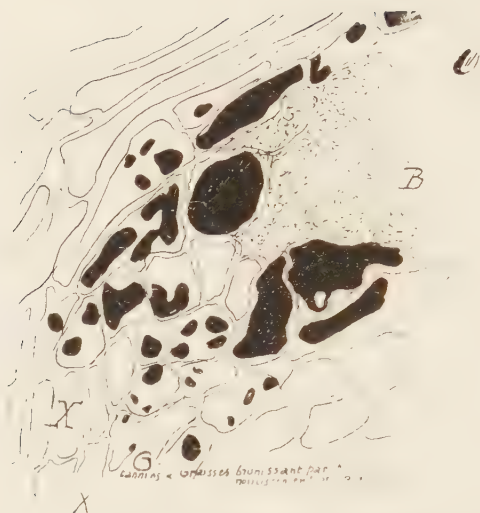


Fig. 90. — Coupe du bois de tumeur de *Pinus Halepensis* ; B, colonies intraligieuses de *Pseudomonas pini*; G, masses de précipités tanniques, et gouttelettes graisseuses brunissant par l'acide osmique, et montrant un noircissement secondaire sous l'action de l'alcool.

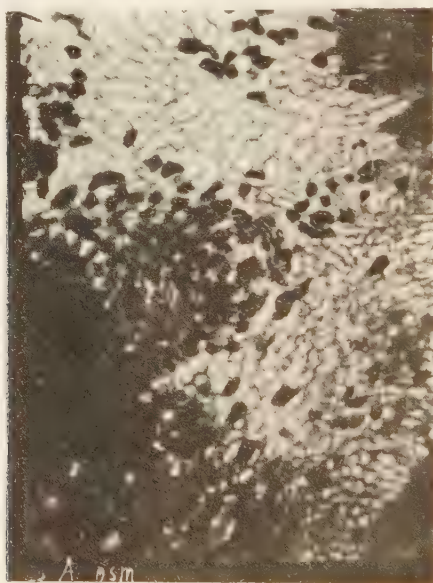


Fig. 91. — Photomicrographie d'une coupe transversale de tumeur de pin d'Alep montrant un foyer de *Ps. pini* entouré de cellules à inclusions noircies par les vapeurs d'acide osmique.

qui, sur les photomicrographies, forment une auréole noire (fig. 91).

§ 5. — Dégénérescence résineuse dans les tumeurs.

L'examen comparatif de coupes colorées par le Sudan III, par le Nadi (1) et par l'acide osmique montre que, contrairement à ce que l'on aurait pu supposer, la dégénérescence

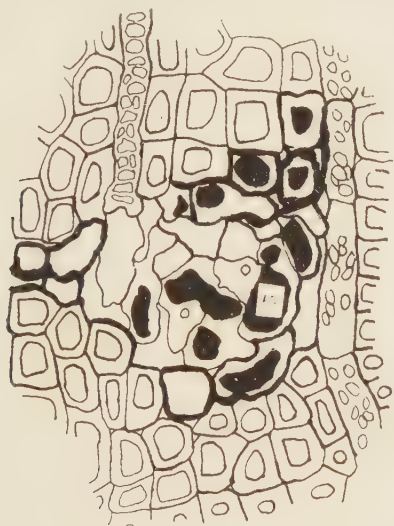


Fig. 92. — Coupe transversale du bois d'un rameau de pin d'Alep au niveau d'une tumeur, montrant les parois des cellules épithéliales (colorées en violet) d'un canal sécréteur, et les gouttelettes de résine à l'intérieur de ces cellules après coloration de la coupe au mélange Nadi.

résineuse n'affecte pas gravement les tissus d'une tumeur de pin d'Alep en voie d'évolution.

D'une part, les inclusions d'oléo-résine apparaissent peu nombreuses dans les cellules parenchymateuses des coupes de tumeurs colorées par le Nadi ; d'autre part, le système

(1) ZWEIBAUM et MANGENOT, *C. R. Soc. biol.*, t. LXXXIX, p. 540, 9 juil. 1923. — GUILLIERMOND et MANGENOT, *Obs. cytol. s. le mode de formation des essences* (*C. R.*, t. CLXXVII, p. 600, 1^{er} oct. 1923).

sécréteur est assez réduit dans les tumeurs, les canaux résinifères y sont rares.

Enfin, lorsqu'interviennent des phénomènes capables de provoquer une fonte résineuse des tissus de la tumeur, on voit s'atténuer et disparaître l'activité des colonies de *Ps. pini* dans les régions qu'envahit la résinose.

C'est ainsi, par exemple, que des tumeurs parasitées par des larves xylophages peuvent subir une profonde nécrose de leur partie centrale qui s'imprègne de résine.

Seules, les portions de parenchyme cortical non affectées par la résinose continuent d'héberger des colonies bactériennes et bourgeonnent sous l'influence de l'excitation.

L'impossibilité pour le *Ps. pini* de se maintenir et surtout de s'établir dans des tissus imprégnés de résine expliquerait pour Petri l'échec des tentatives d'inoculation du *Ps. pini* dans les tiges de pin d'Alep. L'aiguille qui sert à l'inoculation provoque au milieu du traumatisme l'exsudation d'une perle de résine. Seuls, les *Chermes* savent pratiquer dans les pins des piqûres qui ne provoquent pas de flux résineux.

§ 6. — La nécrose cellulaire au niveau des tumeurs.

Les cas les plus caractéristiques de nécrose cellulaire s'observent dans les tumeurs de *Pinus Halepensis* et *Pinus Cembra*.

Les tissus dont la lyse forme les cavités que viennent occuper les zooglées bactériennes sont, d'après Petri, représentés originairement par des cordons embryonnaires. Les cellules axiales de ces cordons embryonnaires renferment originairement des bactéries de *Ps. pini*. Celles-ci, à un moment donné, prennent un développement exagéré, et leur action, qui n'était jusqu'ici que stimulante, devient alors lytique. En résumé, la destruction partielle ou totale des cellules axiales est un phénomène tardif, qui ne se produit qu'après une première phase d'excitation, cause de développement hyperplasique.

Et tandis que les cellules axiales sont nécrosées, les cellules marginales subissent, à leur tour, l'excitation qui provoque leur multiplication hyperplasique.

Ici, comme dans les cas de nécrose cambiale que nous montre toute tumeur chancreuse, la lyse cellulaire affecte constamment des cellules indifférenciées, à caractères embryonnaires.

Dans certains cas, nous pouvons voir la nécrose affecter aussi des tissus histologiquement différenciés, tissus médullaire, chlorophyllien, sécréteur et même tissu ligneux (fig. 96).

CHAPITRE II

LA DÉDIFFÉRENCIATION AU NIVEAU DES TUMEURS

La tuméfaction est l'expression d'une modification locale, mais persistante, des processus anaboliques et cataboliques au cours du développement d'un organe.

L'exagération des processus anaboliques, qui se manifeste par une synthèse plus active des composants du cytoplasme et par une élaboration plus considérable des inclusions, a pour première conséquence l'excès de croissance portant surtout sur les tissus parenchymateux : l'hypertrophie prosoplastique, faisant acquérir aux cellules de nouvelles caractéristiques physiologiques (accumulation des graisses, des protéines, des amidons, richesse excessive en chlorophylle), intéresse surtout les cellules du chlorenchyme et des rayons médullaires; les modifications physiologiques y déterminent des modifications anatomiques.

L'hypertrophie « cataplasmique », due à l'augmentation anormale du volume d'une cellule dont le contenu dégénère, porte surtout sur les cellules sécrétrices.

En somme, chez les résineux, par suite de la présence d'un appareil sécréteur et de la localisation anatomique des processus anaboliques et cataboliques, les deux formes d'hypertrophie reconnues par Kuster coexistent au niveau des tumeurs.

Nous résumerons successivement les conséquences de l'accumulation des produits d'élaboration et celles des modifications de la sécrétion.

§ 1. Les phénomènes de réjuvenescence au niveau des tumeurs. Tuméfaction et tubérisation.

Les causes de la tuméfaction sont les facteurs qui augmentent la vitesse de croissance cellulaire, c'est-à-dire celles qui

prolongent, dans la vie de la cellule, la période de croissance maxima.

On sait que cette période est la phase d'hydratation maxima



Fig. 93. — Tumeur de *Sequoia sempervirens* (rameau dû à M. Pinelle, directeur de l'École d'Horticulture de la Ville de Paris, Saint-Mandé).

qui suit la phase méristématique et qui précède la phase de différenciation.

La tuméfaction groupe des cellules jeunes ; elle construit donc des tissus, des organes juvéniles.

En effet, chez les résineux qui ont des feuilles juvéniles morphologiquement différentes des aiguilles adultes, nous

pouvons voir reparaitre sur les branches âgées tuméfiées des pousses à feuilles juvéniles.

On constate au niveau des tumeurs deux phénomènes



Fig. 94. — Rameaux de *Sequoia sempervirens* portant des tumeurs.

fondamentalement différents de réjuvénescence : un premier phénomène par arrêt de différenciation des cellules infectées ; un deuxième phénomène, celui-là indirect, développement de pousses juvéniles sur une tumeur, parce que les tissus



Fig. 95. — Tumeur pédicellée de pin maritime, à gauche vue par sa face externe, à droite par sa face appliquée contre le tronc, et montrant l'importance de la fonte résineuse (*r*) ; *x*, bois ; *c*, cambium ; *ph*, phello-derme.

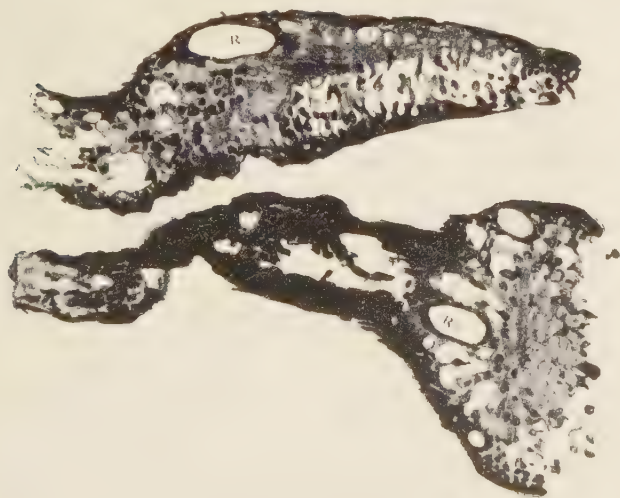


Fig. 96. — Coupes longitudinales de feuilles juvéniles issues de tumeur de *Sequoia sempervirens*, et dont le parenchyme chlorophyllien est creusé en *R*, *R*₁, de poches sécrétrices.

parenchymateux de cette tumeur sont bourrés d'aliments plus ou moins immédiatement assimilables.

A cet égard, les pousses juvéniles se forment sur une tumeur de résineux comme des pousses juvéniles se forment au printemps sur un tubercule.

Le fait est particulièrement net dans le cas des *Sequoia sempervirens*. Sur les branches de ces arbres, la taille peut bien faire apparaître à l'empâtement des rameaux secondaires une petite pousse surnuméraire. Mais, sur les tumeurs qui hypertrophient certains nœuds d'un *Sequoia sempervirens* du jardin de Saint-Mandé, ce sont des bouquets de pousses juvéniles qui apparaissent (fig. 93, 94).

§ 2. — Les cellules embryonnaires.

Le caractère essentiel des tumeurs est de conserver dans leurs divers tissus des cellules à caractère embryonnaire.

Ces cellules peuvent être groupées et orientées en assises fonctionnant comme assise génératrice.

Elles peuvent être groupées en un cordon de tissu indifférencié.

Ou enfin elles peuvent être isolées, disséminées comme autant d'initiales potentielles.

En effet, ces cellules, qui conservent les caractères anatomiques de cellules méristématiques, en conservent également les caractères physiologiques et, en particulier, le pouvoir de croître et de se multiplier. Elles possèdent aussi une capacité plus ou moins grande d'élaboration, de sécrétion. Suivant les cas, ce sera l'une de leurs possibilités qui l'emportera, celle de proliférer, d'accumuler des réserves ou de sécréter, à moins qu'une dégénérescence précoce ne vienne les atteindre.

En général, et exception faite des balais de sorcière, la différenciation physiologique n'apparaîtra pas aussi grande dans les tissus dérivés de ces cellules embryonnaires détachées des assises génératrices des tumeurs, que dans les tissus

dérivés des assises génératrices normales. En particulier, si la plupart des cellules y gardent le pouvoir de sécréter des oléo-résines, aucune cellule ne s'y spécialisera en cellule épithéliale sécrétrice autour d'un canal résinifère.

§ 3. — Les troubles sécrétoires au niveau des tumeurs.

Tout système sécréteur, avec les caractères que nous avons décrits, n'est que l'expression, à un moment donné, d'un certain équilibre métabolique : on doit prévoir que toute cause modifiant le métabolisme d'un tissu entraîne des modifications du système sécréteur : modification du nombre des canaux dans les tissus qui en possèdent normalement, et même apparition de canaux dans des tissus qui en sont normalement dépourvus, modification de chaque canal résinifère en général par l'augmentation du nombre et de la taille des cellules parenchymateuses sécrétrices.

Les modifications du système sécréteur au niveau des tumeurs. — L'excitation convenable qui exagère la sécrétion résineuse exagère, en même temps, la formation des cellules sécrétrices spécialisées. L'excitation trop forte qui inhibe la sécrétion résineuse réduit la spécialisation des cellules sécrétrices ou la fait disparaître.

L'exagération de l'activité des cellules sécrétrices spécialisées se manifeste, d'une part, par l'augmentation de leur nombre ; d'autre part, par l'augmentation de leur taille.

Le nombre des cellules augmente : 1^o du fait de l'augmentation du nombre des canaux grâce à la formation de canaux surnuméraires entourés chacun d'un épithélium sécréteur ; 2^o du fait que l'épithélium de chaque canal sécréteur, au lieu d'une seule assise de cellules sécrétrices, peut en acquérir plusieurs.

La taille de chaque cellule pouvant elle-même augmenter, les deux phénomènes, augmentation du nombre et augmentation de taille, peuvent concourir à former, au niveau de chaque canal, un îlot important de parenchyme sécréteur.

A la limite, on voit, par suite de l'envahissement cellulaire, la lumière du canal se réduire jusqu'à pouvoir disparaître.

Ainsi se trouve réalisé le « canal plein », qui n'est, en somme, qu'un ilot parenchymateux où la spécialisation sécrétrice tend à s'effacer plus ou moins.

Le maximum d'excitation compatible avec un fonctionnement actif des cellules sécrétrices spécialisées étant dépassé, on voit s'atténuer et disparaître la fonction sécrétrice, s'atténuer et disparaître en même temps la différenciation d'un appareil sécréteur.

CHAPITRE III

LA POLYSTÉLIE CONSÉCUTIVE AUX TUMEURS

Les mêmes causes qui provoquent la tuméfaction peuvent, dans la tige, faire apparaître la structure polystélisque, soit primitivement, soit secondairement :

1° Dans un sommet végétatif infesté, le méristème forma-

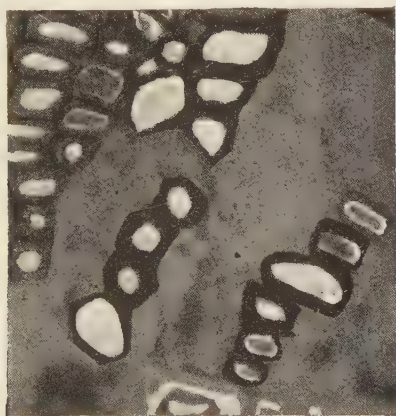


Fig. 97. — Ilots du bois de tumeur de *Pinus Halepensis* dissocié par l'hyperplasie des rayons médullaires, dans la région cambiale d'une tumeur.

teur de l'axe libéro-ligneux, au lieu d'un seul axe, en forme plusieurs (1) ;

2° L'assise cambiale, infectée par un traumatisme profond et fragmentée, ne reconstitue pas son intégrité, mais laisse ses diverses portions évoluer séparément (fig. 97).

3° L'irritation déterminant les tumeurs y amène l'hyperplasie des rayons médullaires ; celle-ci peut s'exagérer au point de fragmenter l'anneau vasculaire. Il ne faut pas con-

(1) C. SIBILIA, Un caso patologico in, *Myrtus commun* (Agric. coloniale, Firenze, n° 10, 1924).

fondre avec la polystélie vraie la pseudo-polystélie consécutive à une fasciation et telle qu'elle apparaît, lorsque des bourgeons adventifs ou proventifs, au lieu d'évoluer en rameaux latéraux libres, forment des axes vasculaires qui ne sortent pas de la tige mère, mais restent inclus dans la

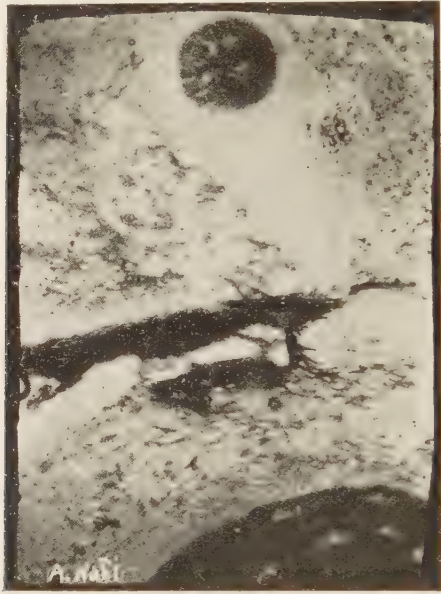


Fig. 98. — Coupe transversale de tumeur de *Pinus Halepensis*, montrant une structure pseudo-polystélique : en bas, bois central de la tumeur ; en haut, cylindre ligneux surnuméraire. (Dans cette coupe, les membranes lignifiées, colorées en rouge par le Nadi, apparaissent en noir.)

masse parenchymateuse de son écorce. C'est par suite d'un tel phénomène que certaines coupes de tumeurs de *Pinus Halepensis* donnent l'aspect représenté figure 98.

Il est, d'ailleurs, souvent difficile de conclure à la structure polystélique d'une tige tuméfiée sur le seul examen des coupes, car il n'est pas possible de caractériser la polystélie par la présence, dans une section transversale d'entre-nœud, de

deux ou de plusieurs axes libéro-ligneux noyés dans la même masse parenchymateuse.

Normalement, en effet, au dessous de l'insertion des rameaux foliaires ou des rameaux latéraux, on voit coexister au même niveau de la tige l'axe libéro-ligneux de la tige axiale et celui du rameau qui va se détacher, laissant entre eux un espace parenchymateux que les botanistes américains appellent *leaf-gap* ou *branch-gap*.

Polystélie. — La polystélie est un phénomène assez fréquent en pathologie végétale, et l'étude des diverses galles en a fourni à M. le professeur Molliard des exemples dont l'analyse permet de comprendre ce que peuvent nous présenter certaines tumeurs de résineux (1).

Par exemple, le sys-

MOLLIARD, *Riv. Int. di Cedric.*, vol. I, fasc. V, 1902, p. 177-178.



Fig. 99. — Fragment de coupe transversale de tumeur de *Sequoia sempervirens*, montrant une structure polystélique : en bas, bois central ; vers le milieu de la coupe, une des stèles surnuméraires ; en haut, parenchyme chlorophyllien et naissance des feuilles juvéniles.

tème vasculaire de la galle de l'*Urocystis violæ* montre une dissociation des faisceaux primitifs suivie d'une disposition particulière de l'assise génératrice dont les fragments peuvent, dans les cas extrêmes, se raccorder par leurs extrémités en dedans du bois primaire pour former un cycle complet.

Dans les autres cas présentés par les tumeurs, comme dans celui-ci, c'est à l'isolement des éléments vasculaires primaires qu'il faut rapporter les structures observées dans les organes tuméfiés ou tubérisés.

L'hyperplasie très accentuée des rayons médullaires suffit à dissocier l'anneau vasculaire au niveau de certaines tumeurs où l'action hypertrophiante part de la moelle pour se propager dans les rayons médullaires. Comme les assises génératrices fonctionnent ensuite en dehors des faisceaux, les gros amas vasculaires s'incurvent en croissant : leur partie médiane est la plus épaisse, car l'assise génératrice y fonctionne presque normalement ; vers leur extrémité, l'assise génératrice prend une direction perpendiculaire, devient radiale, s'établit dans un large rayon médullaire hypertrophié et se dirige vers le centre ; puis elle continue à tourner, devient tangentielle et fonctionne très activement dans la zone périmédullaire. La boucle qu'elle produit à chaque extrémité est composée de liber et de bois secondaire.

Si l'assise génératrice fonctionne autour d'un arc vasculaire formé seulement de quelques pôles ligneux, les deux branches du croissant se rencontrent très vite par suite du fonctionnement actif de l'assise génératrice interne à ses deux extrémités ; elle forme ainsi un faisceau fermé.

Dans le cylindre central des cécidies produites par un cécidomyide sur les rameaux d'*Ephedra distachya*, les faisceaux libéro-ligneux, normalement réunis par des formations secondaires en un anneau continu, se séparent nettement les uns des autres.

Si l'assise génératrice n'a plus fonctionné entre les faisceaux, elle a, par contre, produit dans chacun d'eux d'épaisses

formations secondaires comprenant vers l'intérieur de nombreux vaisseaux de bois secondaire (Houard, fig. 322-329).

Les structures que nous avons figurées peuvent s'expliquer par des phénomènes de même ordre que viennent cependant souvent compliquer les conséquences de la blastomanie.

La dédifférenciation histologique au niveau des tumeurs. — Les tissus des tumeurs sont peu différenciés histologiquement

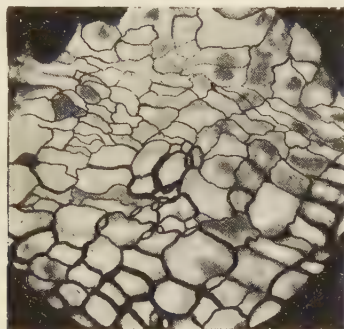


Fig. 100. — Fonctionnement de l'assise cambiale au niveau d'une tumeur de *Sequoia sempervirens*, produisant surtout, vers le haut du parenchyme libérien et vers le bas, du parenchyme ligneux.

et physiologiquement, parce que leur évolution a été arrêtée à un stade plus ou moins voisin du stade parenchyme embryonnaire.

Les éléments néoplasiques d'une tumeur s'entourent rarement de membranes portant les ornements lignifiés caractéristiques de ceux des éléments normaux du tissu sain que remplace la tumeur.

Les éléments néoplasiques prennent rarement la forme des éléments sains dont ils occupent la place. Les cellules néoplasiques d'une tige restent souvent isodiamétriques, vaisseaux et fibres normales pouvant être remplacés par des cellules sclérifiées ; si, cependant des éléments s'allongent, leur plus grande dimension ne s'oriente plus nécessairement

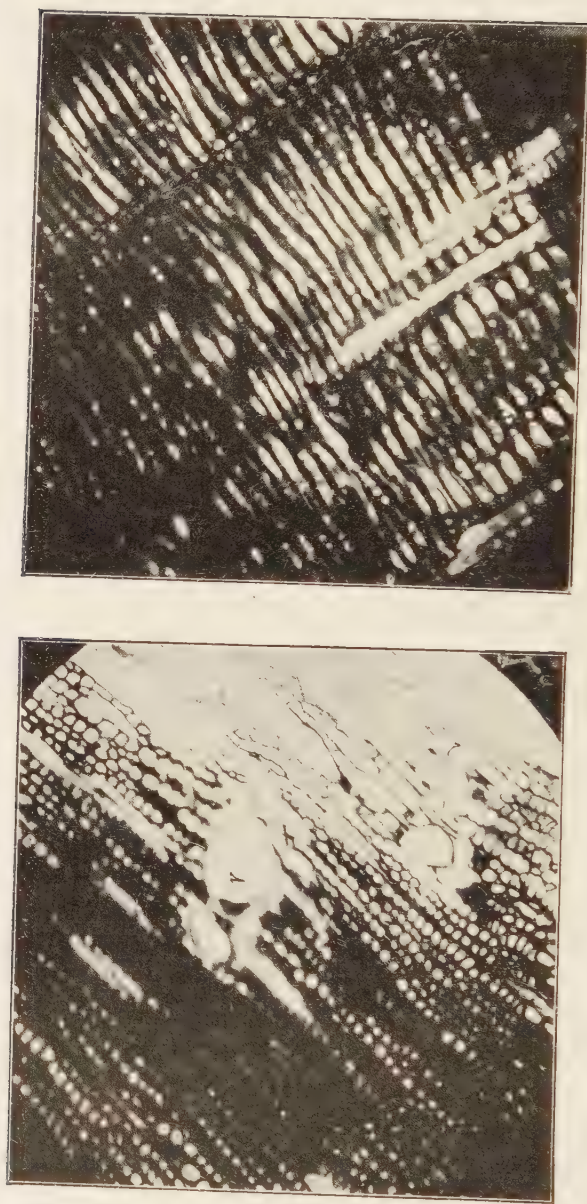


Fig. 101. - Photomicrographes d'une même coupe transversale de tumeur pédicellée de *Pinus maritima*, montrant à gauche le bois normalement orienté, avec ses canaux résinifères (*r*) et, à droite, le bois dépolarisé dont les éléments sont allongés perpendiculairement à l'axe du tronc et qui ne possède pas de canaux.

parallèlement à l'axe de la tige, mais dans un plan oblique ou perpendiculaire, comme s'orienteraient, au niveau d'un nœud, les vaisseaux destinés à irriguer un bourgeon ou les tiges et les feuilles qui en procèdent.

Les éléments histologiques d'une tumeur paraissent donc

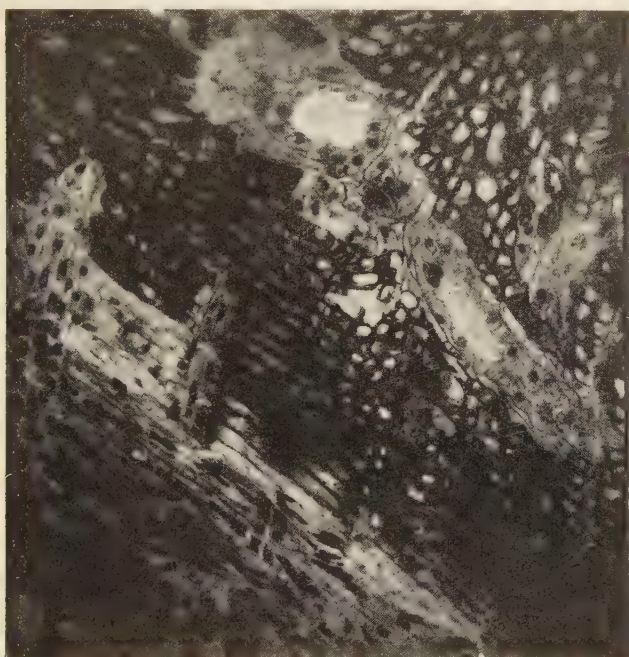


Fig. 102. — Coupe de tumeur expérimentale de *Picea excelsa*, montrant le désordre des éléments ligneux et sécréteurs.

dépolarisés, en même temps que dédifférenciés ; la perte de l'orientation étant presque aussi constante et aussi caractéristique que la perte de la différenciation, devient particulièrement remarquable chez les tumeurs des résineux lorsqu'elle modifie la disposition des canaux sécréteurs ; ce désordre étant facilement suivi, d'ailleurs, de la disparition totale du système sécréteur différencié.

La perte des ornements des trachéides, le désordre de leur

disposition anatomique, la modification et, surtout, la disparition du système sécréteur font acquérir aux tissus des tumeurs, chez les divers résineux, des caractères d'une remarquable identité par une sorte de convergence vers la structure dont le type est le « bois madré » des tiges traumatisées.

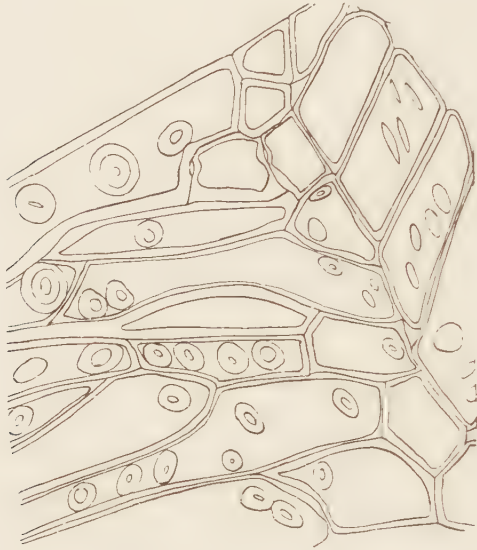


Fig. 103. — Ponctuations aréolées et ponctuations simples dans le bois central de tumeur pédicellée de *Pinus maritima*.

C'est ce dont témoigne, par exemple, la comparaison du bois nouveau des blessures d'*Abies cephalonica* (figuré par M. Maule, d'après Kuster, *loc. cit.* p. 91), aux bois nouveaux des galles de *Dioryctria* sur *Pinus maritima*, à celui des tumeurs de *Pinus khasia* ou des tumeurs de *Pinus Halepensis*.

Partout, le raccord entre le bois normal, dont les éléments sont orientés selon l'axe caulinaire, et le bois réactionnel, orienté perpendiculairement à cet axe, se fait par une zone de bois dont les éléments sont imbriqués autour d'un certain nombre de cellules médullaires tétraédriques, fonctionnant comme pôles ligneux.

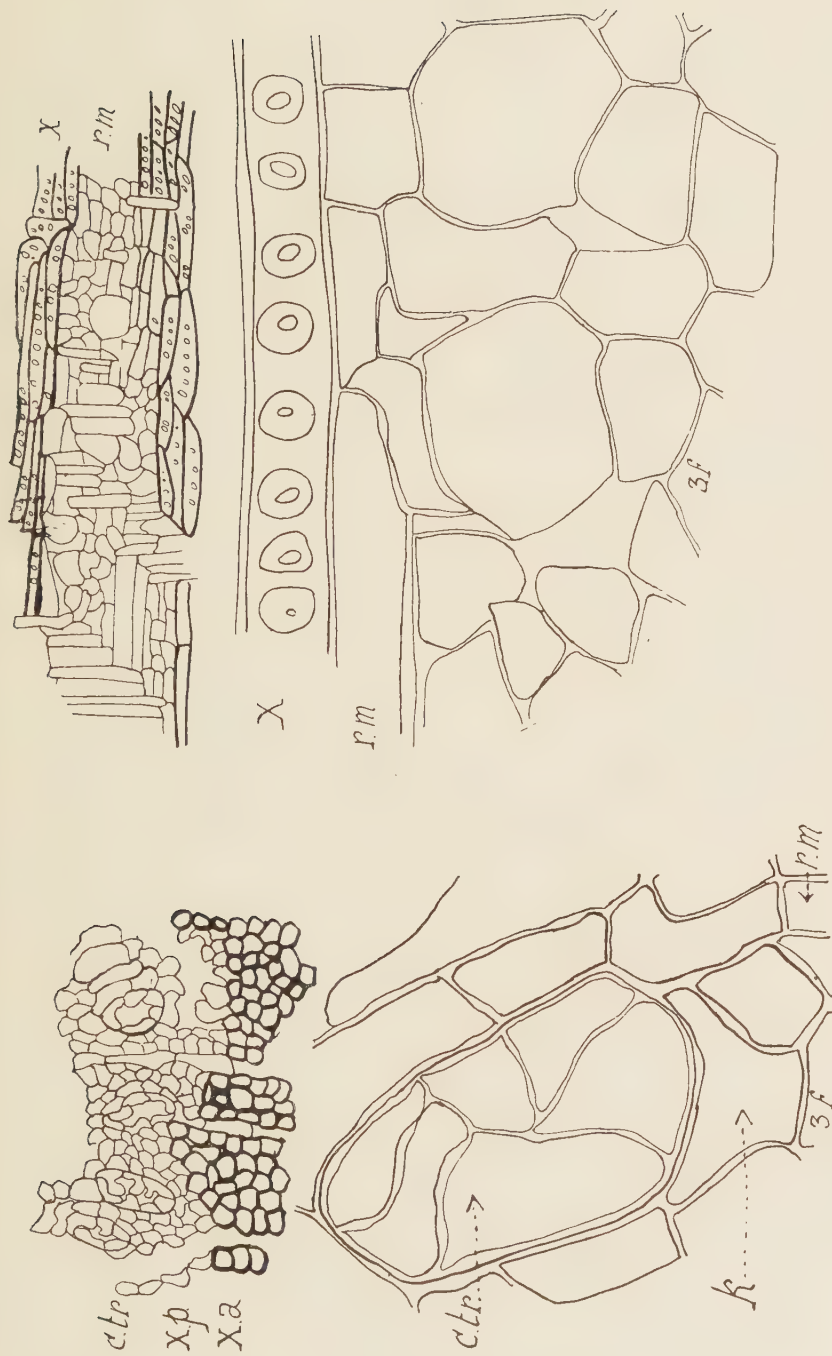


Fig. 104. — Dégénérescence résineuse d'une tumeur pédicellée de *Pinus maritima*.

Cet apparent désordre s'explique parce que la néoplasie des tumeurs représente un méristème où la même excitation qui détermine l'hypertrophie et l'hyperplasie de la masse cellulaire fait évoluer un certain nombre de cellules embryonnaires en « cellules initiales », homologues de celles qui pro-



Fig. 105. — Dégénérescence des cellules de *Pinus Halepensis* autour d'une colonie intercellulaire de *Pseudomonas pini*.

èdent à la formation des racines et des bourgeons, mais placées sans ordre.

Ces cellules, suivant qu'elles appartiennent à des tissus plus ou moins évolués, ont d'inégales possibilités de développement, d'inégales potentialités d'histogenèse.

La plupart, cellules tétraédriques isolées, ne pourront, par cloisonnements successifs sur leurs quatre faces, qu'engendrer

d'une part des îlots libériens, d'autre part des îlots ligneux, former des cellules scléreuses ou des fibres et des vaisseaux tordus en spirales et juxtaposés en arcs concentriques ; l'ensemble de ces îlots forme le « bois madré » des tumeurs.

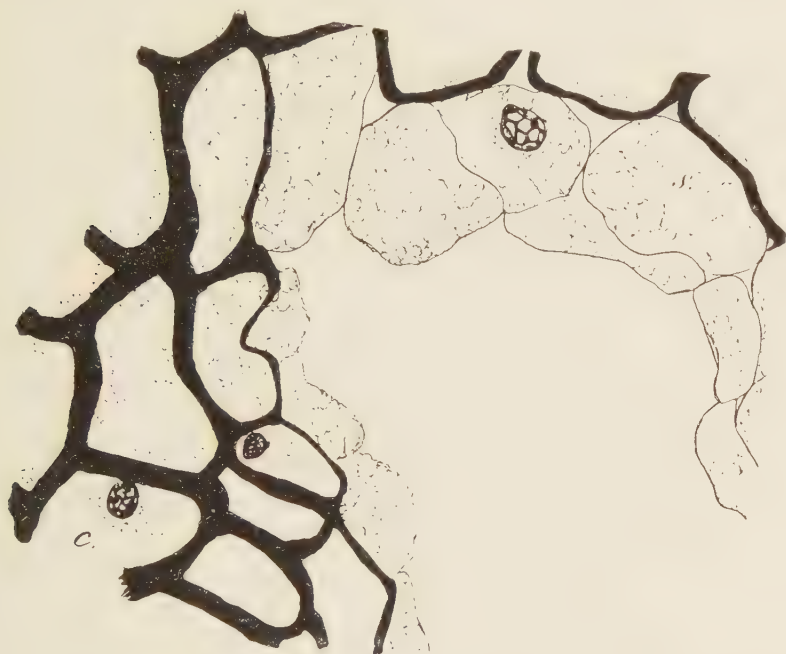


Fig. 106. — Cellules épithéliales sécrétrices autour d'une poche, dans une feuille juvénile issue de tumeur de *Sequoia sempervirens*.

A d'autres initiales, qu'Erwin Smith qualifie de *totipotent* et qui proviennent de méristèmes absolument indifférenciés, peut être attribué un pouvoir d'histogénèse équivalent à celui de l'œuf, ou du moins le pouvoir de former, par leurs cloisonnements, des organes juvéniles puis hautement différenciés, des tiges feuillées comme celles que groupent en grand nombre les « balais de sorcière ».

CONCLUSIONS

Les réactions manifestées par les tumeurs bactériennes des résineux ne diffèrent pas essentiellement des réactions provoquées par des causes diverses, réactions traumatiques, ou zoocécidies.

Cependant, les tumeurs bactériennes peuvent acquérir un degré particulier de perfectionnement et de complication, du fait que l'association entre l'agent irritant et l'hôte qui l'héberge est de durée théoriquement indéfinie et permet à l'excitation de s'exercer de façon continue.

La tumeur simple est l'expression morphologique de l'exagération de la croissance en diamètre par rapport à la croissance longitudinale d'une tige.

La tumeur peut se définir comme une masse plus volumineuse de tissus moins différenciés que la masse des tissus sains dont elle occupe la place.

Comme la tumeur est généralement une réaction assez locale, elle détruit la symétrie axiale de la tige qui la porte en y faisant apparaître une dorso-ventralité plus ou moins accusée.

La tumeur résulte beaucoup plus d'hyperplasie que d'hypertrophie ; elle se complique souvent de blastomanie, voire de cladomanie.

La tumeur se caractérise physiologiquement comme une réaction qui ne tend pas à se localiser ; c'est au contraire une réaction qui s'étend et s'assure une vie durable par l'acquisition de cellules jeunes capables de compenser la perte subie du fait de l'histolyse ou de la sclérification prématurée de ses cellules plus âgées.

La cause profonde des tumeurs est donc unique : c'est l'augmentation du pouvoir de croissance de la cellule vivante,

c'est-à-dire l'augmentation du pouvoir d'hydratation (et d'imbibition) de ses colloïdes cytoplasmiques ou l'augmentation de la tension osmotique de son suc cellulaire.

Les causes immédiates peuvent évidemment être multiples : il suffit, pour provoquer la tuméfaction, que, déterminant les effets indiqués, elles agissent constamment et pendant un temps assez long sans tuer les cellules.

Cependant, les mêmes agents chimiques, qui à dose massive

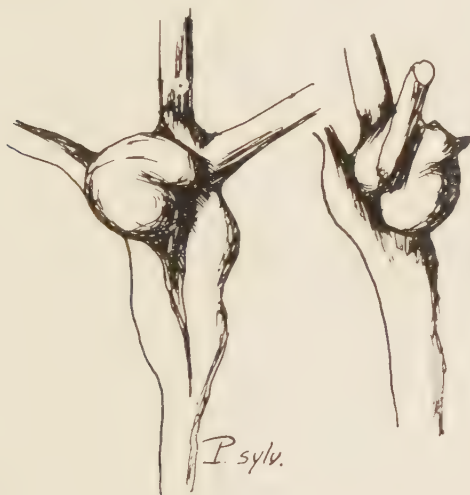


Fig. 107. — Tumeur de *Pinus sylvestris* (Barèges).

tuent les cellules et nécrosent les tissus, exagèrent le métabolisme cellulaire lorsqu'ils agissent de façon discrète, et peuvent, par conséquent, être facteurs de tuméfaction lorsqu'ils agissent de façon continue.

Il n'y a donc pas différence qualitative, mais simplement différence quantitative, entre le chancre et la tumeur.

Souvent, en effet, la nécrose chancreuse s'entoure d'une réaction néoplasique qui évolue en tumeur permanente lorsque la formation des tissus réactionnels compense la perte des tissus nécrosés.

Le sort ultime des tissus dérivés d'une tumeur ne dépend pas des causes mêmes de la tumeur ; il dépend :

1^o De la force potentielle de développement que possèdent les cellules où se forme la tumeur, c'est-à-dire du degré de différenciation des cellules mises en cause ;

2^o Du temps pendant lequel peuvent agir ces causes, c'est-à-dire en général du temps pendant lequel peuvent vivre ensemble le parasite irritant et l'hôte.

La tumeur chez les résineux n'est jamais créatrice de formes nouvelles et ne constitue donc pas une variation progressive.

Elle n'agrège que des formes moins différenciées que celles qui constitueraient les organes sains remplacés.

RÉSUMÉ

1^o Nous avons étudié sur *Pinus silvestris*, *Pinus montana*, *Pinus maritima*, *Picea excelsa* et *Taxodium sempervirens* des tumeurs non encore décrites et que nous avons rapportées à l'action des bactéries ;

2^o Nous avons comparé ces tumeurs à celles, déjà décrites, de *Pinus Halepensis* et de *Pinus Cembra*.

3^o Nous avons isolé des tumeurs de *Pinus Halepensis*, dans les diverses pineraies où nous les avons étudiées, une bactérie xanthogène ayant tous les caractères de celle que Petri a isolée en 1922 des tumeurs de Quercianella, et dont, pour tenir compte des exigences de la nomenclature, il a changé en *Pseudomonas pini* le nom de *Bacterium pini*.

4^o Nous avons montré que les tumeurs de *Picea excelsa* sont transmissibles par inoculations, et nous en avons isolé une bactérie identique au *Ps. pini*.

5^o L'étude de la structure et du développement des tumeurs nous montre que les formes diverses et variées qu'elles présentent diffèrent peu entre elles. Des formes de passage réunissent les formes extrêmes, et la différence qui existe

entre les formes extrêmes ne résulte que de la plus ou moins

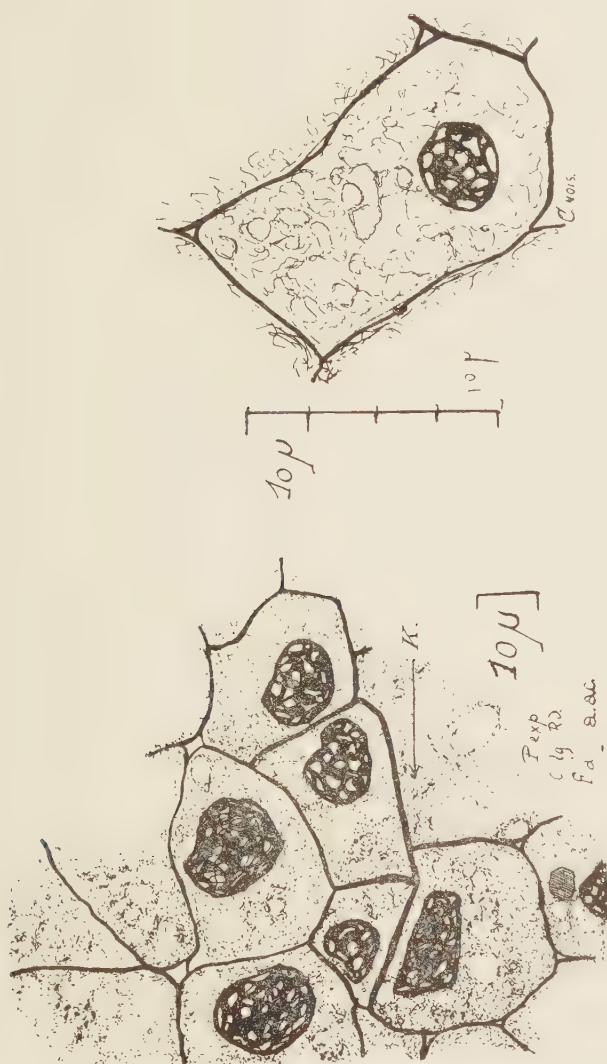


Fig. 108 et 109. — Coupe longitudinale de tumeur expérimentale de *Picea excelsa*: 108 (à gauche), amas de cellules réactionnelles à très gros noyaux, infectées par des bactéries K. — 109 (à droite), cellule du tissu sain voisin.

grande localisation de l'excitation primitive dans l'aire cambiale affectée au début de la tuméfaction.

Les processus de nécrose qui peuvent modifier certaines tumeurs pour les rendre chancreuses sont des phénomènes secondaires, liés à une simple exagération de l'intensité de l'excitation primitive. En particulier, la présence des colonies intercellulaires dans les cavités des tumeurs de pin d'Alep ne doit pas être considérée comme un caractère qui distingue ces tumeurs des autres tumeurs à bactéries de façon fondamentale ; en effet, le *Pseudomonas pini* présente une phase

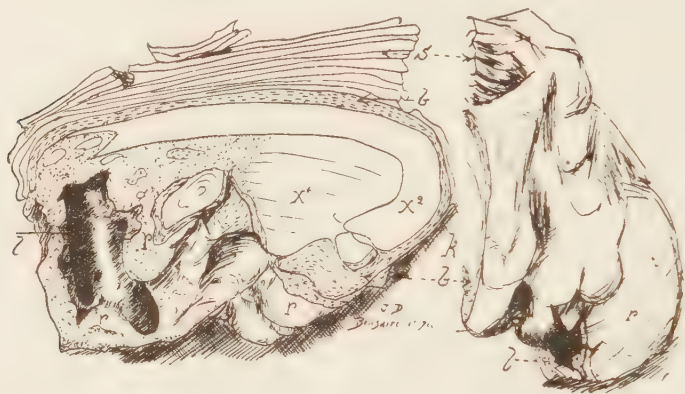


Fig. 110. — Dégénérescence résineuse dans le bois de *Pinus khasya* au niveau d'une tumeur de *Peridermium* sp.

primitive intracellulaire qui est celle pendant laquelle s'exerce son action tuméfiante, et la vie intercellulaire n'est qu'une phase secondaire de son évolution.

Le système sécréteur subit dans les diverses tumeurs une évolution d'abord progressive correspondant à une excitation modérée, puis une évolution régressive sous l'influence d'une excitation exagérée ; dans une première phase, les canaux ou poches résinifères augmentent en nombre et en importance, et leurs cellules épithéliales sécrétrices s'hypertrophient et s'hyperplasient. Puis les cellules épithéliales envahissent la lumière des canaux ou des poches (cet envahissement pouvant être très précoce) ; l'appareil sécréteur est alors remplacé par un parenchyme sécréteur indifférencié

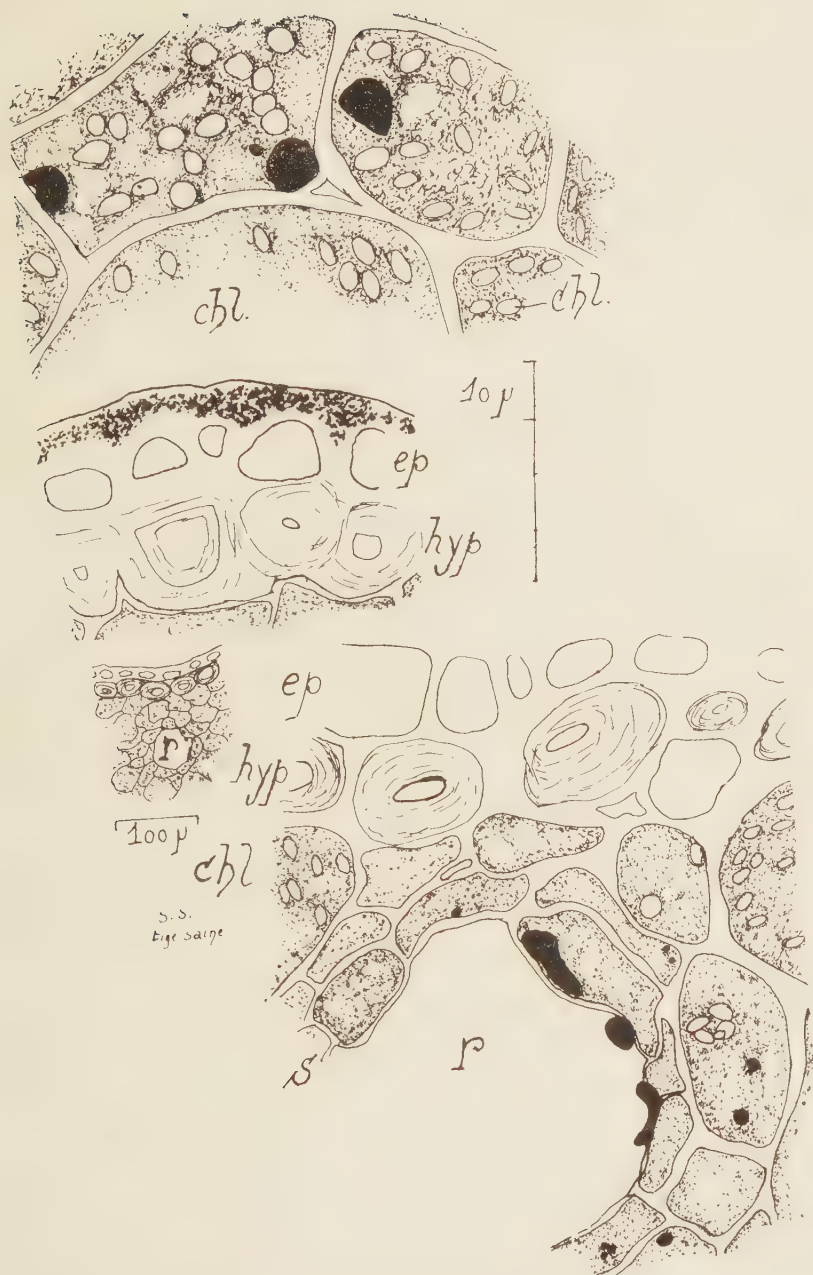


Fig. 111. — Localisation des oléo-résines, des huiles et des tanins dans les cellules des tiges saines et des tumeurs de *Sequoia sempervirens*. — *r*, cavité des poches bordées de cellules épithéliales sécrétrices *S* ; *chl*, chloroleucites ; *hyp*, assise hypodermique ; *ep*, assise épidermique ; *l*, assises subérisées sous-épidermiques préparant, à la surface des tumeurs la production précoces de rhytidome. Les masses noires représentent les oléo-résines colorées en bleu par le bleu d'indophénol naissant (du mélange thymol-chlorhydrate de diméthyl-paraphénylènediamine).

et qui ne se distingue plus du parenchyme ligneux ou cortical.

De la similitude des phénomènes réactionnels que nous



Fig. 112. — Tumeur très jeune de *S. sempervirens*, fragment de coupe transversale, montrant une poche sécrétrice (r), et détail des cellules épithéliales (S)

avons pu constater dans les différentes tumeurs étudiées, il paraît résulter que ce qui caractérise une excitation, c'est, quelle que soit son origine, le degré d'intensité de ses effets :

jusqu'à un certain optimum, l'excitation exagère toutes les formes de l'activité métabolique de la cellule vivante : elle exagère la croissance et aboutit à l'hypertrophie ou à l'hyperplasie ; elle exagère la sécrétion et augmente l'importance du tissu sécréteur, la taille et le nombre des cellules sécrétrices.



Fig. 113. — Tumeur jeune de *S. sempervirens*.

Mais, lorsque l'excitation devient très forte, elle détermine des phénomènes de nécrose.

Il paraît donc légitime de conclure que les réactions anatomiques, histologiques ou cytologiques observées dans les diverses tumeurs dépendent peu de la nature de l'organisme qui peut être isolé de l'organe affecté, et que, dans tous les cas, ce qui règle l'évolution de la tumeur, c'est d'une part la faculté d'histogenèse des méristèmes intéressés, d'autre part le temps pendant lequel persisteront l'irritation parasitaire ou ses effets.

Nous pourrions généraliser l'opinion émise par Prillieux ; la production des tumeurs autour des colonies de bacilles dépend de la nature de l'organe attaqué, de la propriété qu'il a de réagir contre la corrosion produite, et non d'un mode spécial d'action de ces bactéries ; nous reconnaitrons avec

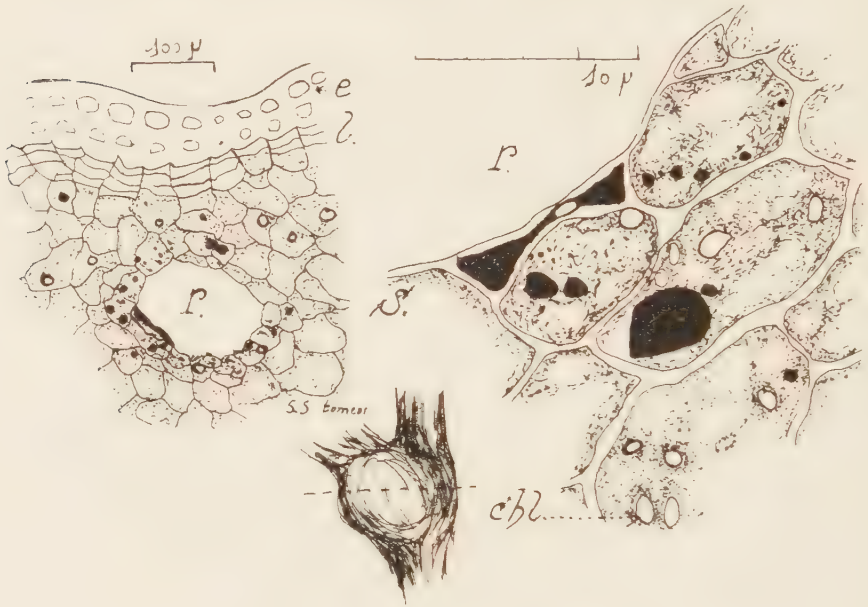


Fig. 114. — Tumeur de *S. sempervirens*.

Erwin Smith que toute tumeur représente essentiellement une réaction cicatricielle excessive et constamment modifiée, une réaction cicatricielle n'aboutissant jamais à la cicatrisation, qui marquerait la défaite du parasite par l'hôte, ni à la nécrose totale, qui marquerait la fin de l'évolution du parasite par sa victoire sur son hôte, mais assurant entre l'un et l'autre un état d'équilibre dont le résultat dépend du temps pendant lequel l'hôte et le parasite peuvent se tolérer mutuellement.

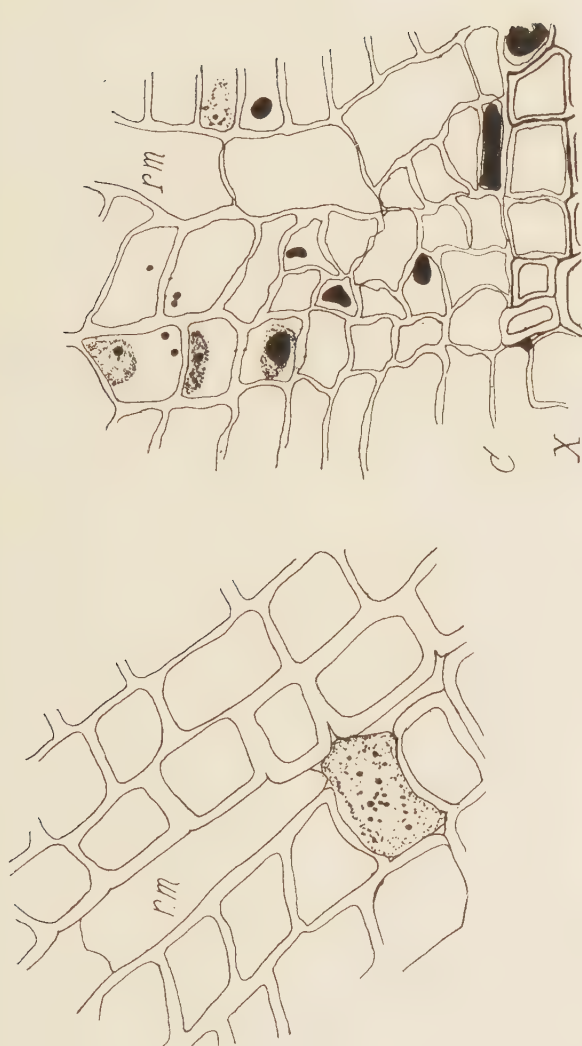


Fig. 115. — Coupe transversale de l'assise cambiale (c) du bois (x) et des rayons médullaires (rm) d'une tumeur de *S. sempervirens*.

TABLE

PRÉFACE.....	1
Historique.....	3
Généralités.....	6

PREMIÈRE PARTIE

Historique. — Généralités.

CHAPITRE I. — Classification des tumeurs des résineux.....	7
CHAPITRE II. — Tumeurs courbues.....	12
CHAPITRE III. — Tumeurs expérimentales de <i>Picea excelsa</i>	20
CHAPITRE IV. — Les tumeurs des <i>Pinus halepensis</i> et <i>Pinus Cembra</i>	33
CHAPITRE V. — Les balais de sorcière.....	59

DEUXIÈME PARTIE

Étude bactériologique des tumeurs.

CHAPITRE I. — Culture des bactéries du pin d'Alep.....	69
CHAPITRE II. — Les bactéries des tumeurs de <i>Picea excelsa</i>	78

TROISIÈME PARTIE

Étude histologique.

CHAPITRE I. — Le cambium.....	80
CHAPITRE II. — Le bois des tumeurs.....	90
CHAPITRE III. — Le parenchyme ligneux.....	95
CHAPITRE IV. — Le parenchyme sécréteur.....	102
CHAPITRE V. — La moelle des tumeurs.....	118

QUATRIÈME PARTIE

Étude cytologique.

CHAPITRE I. — Les cellules embryonnaires.....	120
---	-----

CINQUIÈME PARTIE

Étude physiologique et biologique des tumeurs.

CHAPITRE I. — Études microchimiques des tumeurs.....	131
CHAPITRE II. — La dédifférenciation au niveau des tumeurs....	140
CHAPITRE III. — La polystélie consécutive aux tumeurs.....	147
Conclusions	158
Résumé.....	160

5097-24. — CORBEIL. — Imprimerie Crété.
